

P<sub>1</sub> 3835

ISSN 0395-7217

Septembre 1984  
Trimestriel

fascicule 3

# **BULLETIN D'ÉCOLOGIE**

Publié avec le concours financier du Ministère de l'Environnement



Tome 15

# SOCIÉTÉ D'ÉCOLOGIE

(Reconnue d'utilité publique par décret du 31 mars 1976)

## Bureau pour l'année 1984 :

*Président* : P. PESSON, 55 avenue Duquesne, 75007 Paris.

*Vice-Présidents* : J.C. LEFEUVRE, Laboratoire d'Évolution des Écosystèmes naturels et modifiés - Muséum National, 36, rue Geoffroy, Saint-Hilaire, 75231 Paris Cedex 05.

Z. MASSOUD, Laboratoire d'Écologie Générale, Muséum National, 4, avenue du Petit-Château, 91800 Brunoy

*Présidents honoraires* : G. LEMÉE, P. GRISON, J.A. RIOUX, C. DELAMARE DEBOUTEVILLE.

*Secrétaire Générale* : Germaine RICOU, Laboratoire de Recherche sur les Écosystèmes prairiaux - INRA - 16, rue Dufay, 76100 Rouen.

*Secrétaire Général adjoint* : P. BLANDIN, Laboratoire de Zoologie, École Normale Supérieure, 46, rue d'Ulm, 75230 Paris Cedex 05.

*Trésorier* : F. DE BEAUFORT, Secrétariat Faune Flore, Muséum National, 57, rue Cuvier, 75231 Paris Cedex 05.

*Trésorier adjoint* : M. AMANIEU, Laboratoire d'Hydrobiologie, Université des Sciences et Techniques du Langue-doc, Place Eugène Bataillon, 34060 Montpellier Cedex.

## Bulletin d'Écologie :

*Directeur de la Publication* : Secrétaire Générale

*Fabrication du Bulletin* : R. DAJOZ, Laboratoire d'Écologie Générale, Muséum National, 4, avenue du Petit-Château, 91800 Brunoy.

## Conseil pour l'année 1984 :

AMANIEU M. (adresse ci-dessus).

BARBAULT R., Laboratoire de Zoologie, École Normale Supérieure, 46, rue d'Ulm, 75230 Paris cedex 05.

DE BEAUFORT F. (adresse ci-dessus)

BELLAN G., Station Marine d'Endoume, CNRS, rue Batteries des Lions, 13007 Marseille.

BLANDIN P. (adresse ci-dessus).

B OUDOURESQUE C., Laboratoire de Biologie Végétale, UER des Sciences de la Mer et de l'Environnement, Luminy — 70, route Léon Lachamp, 13288 Marseille Cedex 2.

BOURNAUD M., Département de Biologie animale et Écologie, Université Claude Bernard, 43, boulevard du 11 Novembre 1918, 69622 Villeurbanne Cedex.

CHARLES P.J., Laboratoire de Sylviculture et d'Écologie de la Pinède landaise, I.N.R.A., Domaine de l'Hermite, Pierroton, 33610 Cestas principal.

DAJOZ . (adresse ci-dessus).

DELAMARE-DEBOUTEVILLE C., Laboratoire d'Écologie Générale, Muséum National, 4, avenue du Petit Château, 91800 Brunoy.

DECAMPS H., Centre d'Écologie des Ressources Renouvelables, 29, rue Jeanne Marvig, 31055 Toulouse Cedex.

DELPECH R., Laboratoire de Botanique et d'Écologie végétale, Institut National Agronomique Paris-Grignon, 16, rue Claude Bernard, 75231 Paris Cedex 05.

GILOT B., Laboratoire de Biologie végétale, Université Scientifique et Médicale de Grenoble, B.P. 53, 38041 Grenoble Cedex.

GRENOT C., Laboratoire de Zoologie, École Normale Supérieure, 46, rue d'Ulm, 75230 Paris Cedex 05.

GUYETANT R., Laboratoire de Biologie végétale, faculté des Sciences, La Bouloie, 25030 Besançon Cedex.

JARRY D., Laboratoire de Parasitologie, Institut de Botanique, rue Auguste Broussonnet, 34060 Montpellier Cedex.

LAMOTTE M., Laboratoire de Zoologie, École Normale Supérieure, 46, rue d'Ulm, 75230 Paris Cedex 05.

LEBRETON P., Département de Biologie végétale, Laboratoire de Phytochimie (Systématique et Écologie), Université Claude Bernard, 43, boulevard du 11 Novembre 1918, 69622 Villeurbanne Cedex.

LEFEUVRE J.C. (adresse ci-dessus).

LEGAY J.M., Département de Biologie Générale et Appliquée, Laboratoire de Biométrie, Université Claude Bernard, 43, boulevard du 11 Novembre 1918, 69622 Villeurbanne Cedex.

LOSSAINT P., CNRS, CEPE Louis Emberger, route de Mende, B.P. 5051, 34033 Montpellier Cedex.

MASSOUD Z. (adresse ci-dessus).

PESSON P. (adresse ci-dessus).

RAMADE F., Laboratoire de Zoologie, Université Paris-Sud, 91405 Orsay Cedex.

RICOU G. (adresse ci-dessus).

RIOUX J.A., Laboratoire de Parasitologie, Institut de Botanique, rue Auguste Broussonnet, 34060 Montpellier Cedex.

TREHEN P., Station biologique de Paimpont, 35380 Plélan-le-Grand.

Septembre 1984  
Trimestriel

193835  
fascicule 3

# BULLETIN D'ÉCOLOGIE

**SOCIÉTÉ d'ÉCOLOGIE**

Reconnue d'utilité publique par décret du 31 mars 1976

**SECRÉTARIAT GÉNÉRAL**

C/O Secrétariat «Faune Flore»  
57, rue Cuvier, 75231 PARIS Cedex 05  
Tél. 336.54.32



Bibliothèque Centrale Muséum



Publié avec le concours financier du Ministère de l'Environnement

**Tome 15**



## BULLETIN D'ÉCOLOGIE

— *Tome 15 - 1984 - N° 3* — Septembre —

### SOMMAIRE

|                                                                                                                                                                                         |     |
|-----------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|-----|
| S. MIQUEL et A. HLADIK. — Sur le concept d'agroforesterie : exemple d'expériences en cours dans la région de Makokou, Gabon .....                                                       | 163 |
| M.C. SAINT GIRONS. — Impact du trafic routier sur les Vertébrés dans le bocage breton .....                                                                                             | 175 |
| J. BRUHNES et C. DUFOUR. — Les différentes étapes de la perte de l'aptitude au vol chez les Tipulidés et les Limonidés (Diptera, Nematocera) vivant sous climat froid ...               | 185 |
| M. BOURNAUD, D. MAUCET et G. CHAVANON. — Méthode pratique de mesure de la dérive des macroinvertébrés dans un cours d'eau. Application à la détection des perturbations du milieu ..... | 199 |
| Analyses d'ouvrages .....                                                                                                                                                               | 211 |
| Résumés de thèses .....                                                                                                                                                                 | 219 |

### CONTENTS

|                                                                                                                                                                                    |     |
|------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|-----|
| S. MIQUEL, A. HLADIK. — Principles of agroforestry ; an example of experiments in the Makokou district .....                                                                       | 163 |
| M.C. SAINT GIRONS. — On the impact of road traffic on Vertebrates in southern brittany .....                                                                                       | 175 |
| J. BRUHNES, C. DUFOUR. — The different steps in the loss of flying aptitude in Tipulids and Lemonids (Diptera, Nematocera) living under cold climate .....                         | 185 |
| M. BOURNAUD, D. MAUCET, G. CHAVANON. — A practical method for measuring the macroinvertebrate drift in a stream. Application to the detection of environmental perturbations ..... | 199 |
| Book review .....                                                                                                                                                                  | 211 |
| Summary of theses .....                                                                                                                                                            | 219 |



## SUR LE CONCEPT D'AGROFORESTERIE : EXEMPLE D'EXPÉRIENCES EN COURS DANS LA RÉGION DE MAKOKOU, GABON

par Sophie MIQUEL et Annette HLADIK

Laboratoire d'Écologie Tropicale (ECOTROP) - C.N.R.S.  
Muséum National d'Histoire Naturelle  
4, av. du Petit Château — 91800 BRUNOY - France

**MOTS-CLÉS :** Agroforesterie, Arbres utiles cultivés, Forêt dense

**KEY-WORDS :** Agroforestry, Treecrop species, Rain forest cultivation

### RÉSUMÉ

Le concept d'Agroforesterie est présenté à partir des éléments de connaissances acquis sur les systèmes de culture traditionnels très complexes établis empiriquement dans différentes régions du Monde Tropical. L'intérêt théorique de ces écosystèmes forestiers artificiels étant reconnu, la recherche expérimentale en Agroforesterie doit mettre en oeuvre une grande complémentarité de connaissances dans le domaine de la biologie, de l'écologie et du social. Nous décrivons un exemple de mise en place de parcelles expérimentales dans la région de Makokou (Nord-Est du Gabon) où les espèces végétales utilisées ont été choisies essentiellement dans la flore locale, en fonction de leur possibilité d'utilisation et d'intégration au mode de vie traditionnelle.

### SUMMARY

*Principles of agroforestry :  
an example of experiments in the Makokou district*

The principles of Agroforestry are related to traditional methods of cultivation in the humid tropics. Some examples are presented to analyse the complex artificial ecosystem resulting from this type of empirical practice. Considering the interest of agroforestry in terms of production and long term forest and soil conservation, experiments are conducted in order to test different systems in the african rain forest. In the North-East of Gabon (near Makokou) the species introduced in the first experimental plots, are essentially forest trees and lianas, presently used as wild collected crops by the population of Makokou, but never previously cultivated in an artificially transformed ecosystem.

L'Agroforesterie est un concept relativement récent. Il est en partie basé sur l'observation des systèmes de culture traditionnels extrêmement complexes tels qu'ils existent dans le monde tropical avec, en mélange, des herbes annuelles, des lianes, des arbustes et aussi des arbres occupant tout l'espace disponible jusqu'à 30 ou 40 m de hauteur.

Au cours des dernières années, de nombreuses réflexions et discussions se sont développées sur l'intérêt théorique de ces systèmes agroforestiers : création, en 1978, d'un institut international, l'I.C.R.A.F. (International Council for Research in Agroforestry), centre d'études de Turrialba, au Costa Rica, enseignements dans les universités, compilations bibliographiques (C.A.T.I.E., 1981 ; I.C.R.A.F., 1983 ; I.R.A.T., 1982), réunion à Ibadan pour les problèmes en Afrique tropicale humide (MAC DONALD, 1982) et nouvelle revue spécialisée, créée en 1982, «Agroforestry systems».

Les avantages qu'offrent l'agroforesterie sur le plan de la production et de la conservation des espèces et des sols ont amené des chercheurs à proposer des expériences pour reproduire ces systèmes artificiels ou tenter d'en créer dans les régions où ils n'existent pas. L'expérimentation que nous avons entreprise dans la région de Makokou, au Gabon, sera présentée comme un exemple dans ce sens.

### I — QU'EST-CE QU'UN SYSTÈME AGROFORESTIER ?

Nous choisirons comme exemple de système traditionnel celui de la forêt jardinée des «Kampung» de Java dont BOMPARD *et al.*, 1980 (et MICHON *et al.*, 1982) ont présenté une analyse détaillée. Ils ont montré la complexité de cet écosystème artificiel où les arbres de hauteurs variables reproduisent, en partie, la structure de la forêt naturelle. Leur étude a été réalisée d'un point de vue architectural (profil, projection horizontale et ensembles structuraux). De nombreuses espèces végétales cultivées en mélange sont utilisées : 53 espèces à fruits, 15 espèces de nourriture de base, 17 espèces à condiments, 45 espèces à légumes, 35 espèces médicinales, 16 espèces industrielles et 78 espèces à usage divers. De plus, un certain nombre d'animaux domestiques vivent de la production végétale. Le choix des plantes, l'emplacement et le calendrier des cultures sont dépendants de l'organisation sociale et économique des villages. Les auteurs définissent le système agroforestier villageois au sens large, en se référant à WIERSUM (1982), comme incluant tous les systèmes productifs : rizière, jardin de case, jardin-plantation et jardin-forêt.



On peut citer d'autres exemples de systèmes agroforestiers analysés ailleurs dans le monde quant à l'arrangement spatial des plantes à usages multiples. Dans les îles Salomon, un système moins complexe que celui de Java a été observé par YEN (1974) : 32 espèces végétales sont citées dont une partie de la production (fruits de l'arbre à pain) sert à l'élevage des porcs.

Sur le continent américain, des études récentes ont été faites sur les jardins vivriers où les arbres sont inclus. En Guadeloupe, RABOT (1982) donne une analyse très approfondie de l'organisation spatiale, du calendrier des cultures et des récoltes échelonnées (106 espèces citées) ; en Haïti, GUI-VARCH (1978) a décrit des structures à peu près identiques en insistant sur l'importance de l'organisation spatiale des champs (58 espèces citées). En Amazonie, le système «fruteras» avec semis d'arbres dans les plantations (P. GRE-NAND, comm. pers.) s'apparente également à l'Agroforesterie.

D'une manière générale en Amérique tropicale comme en Asie ou en Océanie, la pression démographique a favorisé le développement empirique des cultures mixtes avec espèces arborescentes intégrant la nourriture pour les animaux domestiques. En Amérique Centrale, WILKEN (1977) dresse un tableau des différentes pratiques utilisant les espèces arborescentes et décrit l'originalité du système «chinampa» où des plantes aquatiques et les feuilles des arbres plantés le long des canaux nourrissent un élevage de poissons et permettent la fertilisation de terres maraîchères.

En Afrique, d'autres systèmes s'apparentent à ce type d'organisation polyspécifique mais les arbres sont peu intégrés. Cependant DUBOIS (1979) cite le cas de la migration récente (un siècle environ), au Zaïre, d'une ethnie Bakongo qui utilise un système agroforestier avec semis d'arbres fruitiers, construction de barrières contre le feu (en zone de savane), cultures d'*Eucalyptus* et d'arbres de bois d'œuvre. Le nombre total d'espèces arborescentes y semble cependant très réduit comme ailleurs en Afrique. La pratique la plus généralisée de la culture sur brûlis, qui nécessite la destruction temporaire d'une partie de forêt, avec ensuite régénération des arbres pionniers naturels (sans que ceux-ci aient été plantés ou choisis par l'Homme) ne peut être considérée comme un système agroforestier car il n'y a pas manipulation sélective de l'Homme sur les «semences». Il faut reconnaître néanmoins que, suite à ces cultures itinérantes, le système de reconstitution de la forêt, avec des jachères suffisamment longues, permet le maintien d'une bonne fertilité du sol. C'est ainsi que peuvent se renouveler la plupart des espèces de forêt dense humide tant que la pression démographique reste peu importante. Il peut se produire aussi des cas de transformation spectaculaire du milieu forestier naturel comme l'apparition de véritables palmeraies dans les zones utilisées par l'Homme : *Elaeis guineensis* en Afrique et *Asitocaryum* spp. en Amérique. Ces palmiers ne sont jamais coupés lors des défrichements et ils résistent au passage du feu. L'Homme favorise ainsi des espèces végétales qui lui sont utiles sans vraiment les cultiver. Néanmoins, ce type de «monoculture» de palmiers à huile ne correspond pas à la particularité d'un système agroforestier tel qu'il est généralement défini avec un grand nombre d'espèces végétales en mélange à usages multiples et en production échelonnée.

## II — INTÉRÊT DES SYSTÈMES AGROFORESTIERS

La connaissance que nous avons des systèmes agroforestiers traditionnels nous montre trois domaines d'intérêt complémentaires : un intérêt biologique portant sur la production variée et échelonnée des diverses espèces ; un intérêt

écologique à long terme en ce qui concerne la conservation des sols et la protection de l'environnement naturel ; un intérêt social déterminé par l'adaptation du système à une économie traditionnelle de subsistance. La considération de ces critères entre dans les préoccupations des décideurs actuels et nous sommes loin de la promotion des cultures monospécifiques pour un rendement maximal à court terme avec production d'une masse monétaire importante.

En effet, l'intérêt théorique des cultures mixtes qui ressemblent à un écosystème naturel est reconnu. Le mélange des espèces et des variétés dans les plantations traditionnelles (jusqu'à 15 variétés de manioc dans une plantation au Gabon, 15 variétés de banane plantain en Centrafrique, C.M. HLADIK, comm. pers.) offre une grande flexibilité de comportement de croissance et de production vis-à-vis des facteurs extérieurs limitants : perturbations climatiques, pullulations de ravageurs ou maladies. Si quelques variétés ou espèces peuvent être partiellement détruites, les autres résisteront à des degrés divers. La production sera certes irrégulière et moins importante qu'en monoculture mais une récolte suffisante sera toujours assurée. La possibilité de récoltes échelonnées dans le temps offre aussi des disponibilités de nourriture immédiate, sans avoir à faire face aux problèmes de stockage difficiles à résoudre en zone forestière humide.

Du point de vue de la conservation des sols, l'importance de la biomasse des espèces arborescentes cultivées entretient un large éventail de sels minéraux et de matière organique par l'intermédiaire du recyclage des feuilles et bois morts, auquel s'ajoute l'action des espèces nitrifiantes (légumineuses herbacées et arborescentes). Les arbres assurent aussi l'exploitation des horizons profonds des sols par les différents systèmes racinaires qui leur sont propres.

Beaucoup des systèmes agroforestiers traditionnels ont été gérés empiriquement par des générations d'utilisateurs qui les ont adaptés à leur propre système socio-économique. L'élaboration de systèmes fonctionnels nouveaux n'est pas évidente. OLDEMAN (1981) propose comme base de travail l'analyse architecturale des écosystèmes forestiers naturels et transformés. L'information sur ces systèmes peut alors être véhiculée par leurs représentations picturales. Il s'agirait donc essentiellement d'un transfert horizontal des connaissances et des techniques entre différentes régions du monde tropical.

En Afrique Centrale, les expériences vont permettre d'explorer les possibilités d'association des plantes vivrières traditionnelles (banane, ignames, manioc, etc.) et des plantes de forêt utilisables par l'Homme mais jamais encore cultivées. En effet, dans la pratique actuelle d'exploitation des terres avec rotation de plus en plus rapide et impossibilité de reconstitution de la forêt, il se produit une raréfaction de nombreuses plantes utiles ainsi que du gibier autour des villages. Cela oblige les populations à pratiquer le ramassage des espèces forestières et la chasse à des distances considérables, à la limite du possible. Notre but à long terme serait d'inverser cette tendance à la disparition des espèces forestières et de reconstituer une couronne végétale dense dans la zone proche des habitations.

## III — PROBLÈMES SOULEVÉS PAR LA RECHERCHE EXPÉRIMENTALE EN AGROFORESTERIE

L'analyse des documents parus révèle que l'expérimentation pratique sur des systèmes nouveaux reste très limitée. Seuls, les systèmes «taungya», nés en Birmanie il y a plus d'un siècle, sont maintenant implantés sur des surfaces immenses

et entrent dans les circuits industriels. Ils ne nous apparaissent pas cependant pouvoir servir de base de références à l'Agroforesterie, car ils sont imposés par les forestiers (avec des règlements très lourds) aux cultivateurs de produits vivriers, dans le but unique de production de bois d'œuvre à long terme. Un système de plus grande envergure a été mis en place en Amazonie brésilienne sous la dénomination de système agroforestier de Jari, à usages multiples (y compris l'alimentation d'une usine de pâte à papier). Ce système entièrement importé n'est pas non plus adapté aux nécessités locales ; il semble trop simplifié par rapport à la structure des forêts tropicales pour assurer le maintien du rendement et des sols (voir analyse de ROLLET, 1980).

De même, l'utilisation d'arbres d'ombrage et de plantes de couverture nitrifiantes dans certaines monocultures, conduit à des systèmes trop simplifiés. Néanmoins, les expériences multiples, portant chacune sur différentes espèces végétales, peuvent être utilisables dans le choix des espèces à cultiver. D'une manière générale, des listes d'espèces sont disponibles, par exemple celle de COMBES et BUDOWSKI (1979) classées selon les différents usages, celle de WEAVER (1979) et celle de NAIR (1980).

La recherche expérimentale en Agroforesterie devra donc étudier les possibilités d'une nouvelle combinaison décrite en ces termes par BENE *et al.* (1978) : « un système rationnel d'aménagement des terres qui, tout en visant à accroître la production globale, associe simultanément ou successivement les cultures agricoles à celles des arbres et des plantes de la forêt et à l'élevage en mettant en oeuvre des techniques compatibles avec la culture et les traditions de la population locale ». WIERSUM (1980) a précisé cette définition en ajoutant que les terres peuvent alors être utilisées en permanences, sans période de jachère.

Les expériences devront nécessairement porter sur l'édification de systèmes forestiers relativement simplifiés par rapport à la structure hautement complexe de la forêt dense humide. Tous les éléments du nouveau système seraient alors exploitables par l'Homme avec des cycles de rotation variables d'une espèce à l'autre, permettant de trouver la nourriture de base (graminées ou tubercules), les feuillages, les fruits, les produits médicinaux, le bois nécessaire au feu des cuisines et à la construction, les écorces, les liens, rotins, etc... mais aussi de favoriser la production du gibier, celle des poissons des fleuves et des marigots, etc...

Il importe donc d'utiliser les connaissances écologiques fondamentales sur le fonctionnement des écosystèmes et la complémentarité des organismes, en intégrant les connaissances traditionnelles des ressources exploitables, pour faire cohabiter un ensemble d'espèces, comportant l'Homme, dans lequel soient optimisés les rôles écologiques et économiques de chacune comprise comme élément de cet ensemble. C'est donc à partir des connaissances acquises sur l'écologie régionale qu'il peut être envisagé de créer des systèmes agroforestiers nouveaux.

#### IV — SYSTÈME EXPÉRIMENTAL PROPOSÉ : EXEMPLE DE MAKOKOU (GABON)

La région de Makokou (Nord-Est du Gabon) a été choisie comme terrain expérimental en raison d'une très bonne connaissance du milieu naturel déjà acquise par les études antérieures et aussi parce qu'il existe une infrastructure matérielle et scientifique à l'Institut de Recherches en Écologie Tropicale (IRET) de M'passa, établi en forêt dense, loin de toute exploitation forestière.

Pour édifier notre système expérimental, nous bénéficions

en effet d'un acquis important sur la richesse floristique de la région de Makokou (voir les listes successives des espèces du Nord-Est du Gabon : HALLÉ, 1963 et 1965 ; HALLÉ et LE THOMAS, 1967 et 1970 ; HLADIK et HALLÉ, 1973 ; FLORENCE et HLADIK, 1980), sur l'arrangement spatial des espèces, leur potentiel de croissance, ainsi que sur la dynamique d'ensemble de la forêt (HLADIK, 1978 et 1982). Nous nous appuyons également sur les observations de 54 espèces mises en culture depuis 12 ans à la station de recherches de M'passa (HLADIK, observ. pers.).

Les espèces végétales (Tabl. I) ont été choisies en raison de leur utilisation traditionnelle : fruits à pulpe comestible (espèces indigènes et introduites), graines servant d'aliment de base ou de condiment, bois de chauffe ou petit bois d'œuvre pour la construction des cases. Dans le but d'aboutir à une production intégrée végétale et animale, nous avons ajouté des plantes productrices de fruits destinées à divers gibiers en utilisant les connaissances acquises par les zoologistes sur les régimes alimentaires des Vertébrés (HLADIK, 1973 ; GAUTHIER-HION, 1980 ; GAUTHIER-HION *et al.*, 1980 ; EMMONS, 1980 ; DUBOST, 1984).

Pour l'obtention à long terme de bois de gros œuvre, nous avons sélectionné quelques espèces selon les critères des forestiers. Nous envisageons d'introduire l'Okoumé (*Aucoumea klaineana*) dont l'aire de répartition géographique actuellement en extension n'atteint pas encore Makokou. D'autres usages annexes, non mentionnés dans le tableau I, ont également été retenus, en particulier les plantes qui fournissent du matériel d'emballage et de la ficelle (comme diverses *Marantaceae* et *Manniophyton fulvum*). Nombre de ces espèces peuvent également être utilisées dans la médecine traditionnelle et, dans cette optique, d'autres espèces à usage spécifique pourront être ajoutées lorsque les études d'ethnobotanique seront plus poussées. Des essais d'entretien des sols et de fertilisation sont effectués avec des Légumineuses arborescentes et herbacées.

Les lianes occupent une place importante dans l'écosystème forestier naturel. Elles fournissent de nombreux produits de ramassage et une grande part de la nourriture du gibier (notamment *Cissus dinklagei*, *Dictyophleba stipulosa*, *Hugonia* spp., *Sherbournia* spp., *Dichapetalum* spp., *Ficus* spp.). Elles seront donc installées dans les plantations dès que les premiers individus arborescents seront suffisamment vigoureux pour ne pas être envahis.

Pour chaque espèce, nous avons indiqué dans le tableau I la forme biologique : un petit arbre est inférieur à environ 10 m ; un arbre moyen est compris entre 10 et 25 m ; un grand arbre peut atteindre à Makokou 45 m environ. Les formes indiquées « plantes de lumière » sont les espèces dont la croissance est fortement stimulée par le plein éclaircissement et qui supportent une humidité relative basse. La plupart des arbres fruitiers introduits sont des formes de lumière.

En priorité, notre choix a porté sur les espèces dont la première production s'effectue dans le plus bref délai ; il est d'environ 5 ans pour la plupart des espèces fruitières introduites. Tous les arbres de lumière qui serviront aux piquets de case et au bois de chauffe sont également des espèces à production rapide.

Deux types d'expériences à long terme ont été mises en place :

A — Différentes associations plus ou moins denses et différents types de groupements sont essayés, et le suivi dans le temps des parcelles expérimentales permettra de définir les réactions des espèces les unes sur les autres. Pour suivre le recouvrement progressif des différents biovolumes, la méthode des photographies périodiques à basse altitude (HLADIK et HLADIK, 1980) sera appliquée.

TABLEAU I  
Espèces utilisées dans les expériences d'Agroforesterie à Makokou

| ESPÈCES                                                  | FORME BIOLOGIQUE |             |             | PLANTE DE LUMIÈRE | VITESSE DE PRODUCTION ESTIMÉE |         |            |
|----------------------------------------------------------|------------------|-------------|-------------|-------------------|-------------------------------|---------|------------|
|                                                          | petit arbre      | arbre moyen | grand arbre |                   | rapide (5 ans)                | moyenne | très lente |
| ARBRES À FRUITS                                          |                  |             |             |                   |                               |         |            |
| espèces introduites                                      |                  |             |             |                   |                               |         |            |
| <i>Annona muricata</i> L.                                | *                |             |             | ○                 | ●                             |         |            |
| <i>Annona squamosa</i> L.                                | *                |             |             | ○                 | ●                             |         |            |
| <i>Artocarpus altilis</i> (Park) Fosberg                 |                  |             |             |                   |                               |         |            |
| var. <i>incisa</i> L.                                    |                  | *           |             | ○                 | ●                             |         |            |
| var. <i>seminifera</i> Hort.                             |                  | *           |             | ○                 | ●                             |         |            |
| <i>Carica papaya</i> L.                                  | *                |             |             | ○                 | ●                             |         |            |
| <i>Citrus</i> spp.                                       | *                |             |             | ○                 | ●                             |         |            |
| <i>Elaeis guineensis</i> Jacq.                           | *                | *           |             | ○                 | ●                             |         |            |
| <i>Mangifera indica</i> L.                               |                  | *           |             | ○                 |                               | ●       |            |
| <i>Persea americana</i> P. Mill                          |                  | *           |             | ○                 | ●                             |         |            |
| <i>Psidium guajava</i> L.                                | *                |             |             | ○                 | ●                             |         |            |
| espèces indigènes                                        |                  |             |             |                   |                               |         |            |
| <i>Anonidium mannii</i> (Oliv.) Engl.                    |                  | *           |             |                   |                               |         | ●          |
| <i>Antrocaryon klaineum</i> Pierre                       |                  |             | *           |                   |                               |         | ●          |
| <i>Baillonella toxisperma</i> Pierre                     |                  |             | *           |                   |                               |         | ●          |
| <i>Cola rostrata</i> K. Schum.                           |                  | *           |             |                   |                               |         | ●          |
| <i>Dacryodes butneri</i> Engl.                           |                  |             | *           |                   |                               |         | ●          |
| <i>Dacryodes edulis</i> (G. Don) Lam                     |                  | *           |             | ○                 | ●                             |         |            |
| <i>Dacryodes klaineana</i> (Pierre) Lam                  |                  | *           |             |                   |                               |         | ●          |
| <i>Gambeya lacourtiana</i> (De Wild.) Aubrév. & Pellegr. |                  |             | *           |                   |                               |         | ●          |
| <i>Irvingia gabonensis</i> Baill.                        |                  | *           |             |                   |                               |         | ●          |
| <i>Myrianthus arboreus</i> P. Beauv.                     |                  | *           |             | ○                 | ●                             |         |            |
| <i>Pseudospondias longifolia</i> Engl.                   |                  | *           |             | ○                 | ●                             |         |            |
| <i>Trichoscypha</i> spp.                                 |                  |             |             |                   |                               |         | ●          |
| ARBRES À GRAINES                                         |                  |             |             |                   |                               |         |            |
| <i>Baillonella toxisperma</i> Pierre                     |                  |             | *           |                   |                               |         | ●          |
| <i>Cola acuminata</i> (P. Beauv.) Schott & Endl.         | *                |             |             |                   |                               |         | ●          |
| <i>Coula edulis</i> Baill.                               |                  | *           |             |                   |                               |         | ●          |
| <i>Irvingia gabonensis</i> Baill.                        |                  | *           |             |                   |                               |         | ●          |
| <i>Odyndeye gabonensis</i> (Pierre) Engl.                |                  | *           |             |                   |                               |         | ●          |
| <i>Panda oleosa</i> Pierre                               |                  | *           |             |                   |                               |         | ●          |
| <i>Pentaclethra macrophylla</i> Benth                    |                  | *           |             | ○                 |                               |         | ●          |
| <i>Pentadesma butyracea</i> Sabine                       |                  | *           |             |                   |                               |         | ●          |
| <i>Scyphocephalum ochocoa</i> Warb.                      |                  |             | *           |                   |                               |         | ●          |
| <i>Terminalia catappa</i> L. (introduit)                 |                  | *           |             | ○                 | ●                             |         |            |
| <i>Tieghemella africana</i> Pierre                       |                  |             | *           |                   |                               |         | ●          |
| ARBRES À BOIS DE CHAUFFE                                 |                  |             |             |                   |                               |         |            |
| <i>Croton oligandrus</i> Pierre ex Hutch.                |                  | *           |             | ○                 | ●                             |         |            |
| <i>Macaranga</i> spp.                                    |                  | *           |             | ○                 | ●                             |         |            |
| <i>Musanga cecropioides</i> R. Br.                       |                  | *           |             | ○                 | ●                             |         |            |
| <i>Myrianthus arboreus</i> P. Beauv.                     |                  | *           |             | ○                 | ●                             |         |            |
| <i>Pentaclethra macrophylla</i> Benth.                   |                  | *           |             | ○                 | ●                             |         |            |
| <i>Persea americana</i> L.                               |                  | *           |             | ○                 | ●                             |         |            |
| <i>Phyllanthus discoides</i> Muell. Arg.                 |                  | *           |             | ○                 | ●                             |         |            |
| <i>Phyllanthus polyanthus</i> Pax                        |                  | *           |             | ○                 | ●                             |         |            |
| <i>Pseudospondias longifolia</i> Engl.                   |                  | *           |             | ○                 | ●                             |         |            |
| <i>Xylopia aethiopica</i> (Dunal) A. Rich.               |                  | *           |             | ○                 | ●                             |         |            |

| ESPÈCES                                               | FORME BIOLOGIQUE |             |             | PLANTE DE LUMIÈRE | VITESSE DE PRODUCTION ESTIMÉE |                       |
|-------------------------------------------------------|------------------|-------------|-------------|-------------------|-------------------------------|-----------------------|
|                                                       | petit arbre      | arbre moyen | grand arbre |                   | rapide (5 ans)                | moyenne<br>très lente |
| ARBRES DE PETIT BOIS D'OEUVRE                         |                  |             |             |                   |                               |                       |
| <i>Harungana madagascariensis</i> Lam. ex Pour.       | ★                |             |             | ○                 | ●                             |                       |
| <i>Nauclea diderrichii</i> (De Wild.) Merr            |                  | ★           |             | ○                 | ●                             |                       |
| <i>Polyalthia suaveolens</i> Engl. & Diels            |                  | ★           |             |                   |                               | ●                     |
| <i>Strombosia</i> spp.                                |                  | ★           |             |                   |                               | ●                     |
| <i>Xylopia aethiopica</i> (Dunal) A. Rich.            |                  | ★           |             | ○                 | ●                             |                       |
| <i>Xylopia lgeistui</i> Pellegr                       |                  | ★           |             | ○                 | ●                             |                       |
| <i>Xylopia quintasii</i> Engl                         |                  | ★           |             | ○                 | ●                             |                       |
| <i>Xylopia staudtii</i> Engl. & Diels                 |                  | ★           |             | ○                 | ●                             |                       |
| ARBRES À NOURRITURE POUR GIBIER                       |                  |             |             |                   |                               |                       |
| <i>Anonidium mannii</i> (Oliv.) Engl                  |                  | ★           |             |                   |                               | ●                     |
| <i>Coelocaryon preussii</i> Warb.                     |                  | ★           | ★           |                   |                               | ●                     |
| <i>Dracryodes normandii</i> Aubrév. & Pellegr         |                  |             | ★           |                   |                               | ●                     |
| <i>Detarium macrocarpum</i> Harms                     |                  |             | ★           |                   |                               | ●                     |
| <i>Gambeya begueti</i> Aubrév. & Pellegr              |                  |             | ★           |                   |                               | ●                     |
| <i>Hesperia parvifolia</i> Sm.                        |                  | ★           |             |                   |                               | ●                     |
| <i>Irvingia grandifolia</i> Engl.                     |                  |             | ★           | ○                 |                               | ●                     |
| <i>Irvingia robusta</i> Mildbr.                       |                  |             | ★           |                   |                               | ●                     |
| <i>Klainedoxa gabonensis</i> Pierre                   |                  |             | ★           |                   |                               | ●                     |
| <i>Massularia acuminata</i> (G. Don) Bulloch ex Hoyle | ★                |             |             | ○                 | ●                             |                       |
| <i>Pentaclethra eerveidiana</i> De Wild & Th. Dur     |                  | ★           |             |                   |                               | ●                     |
| <i>Pycnanthus angolensis</i> (Welw.) Exell            |                  | ★           | ★           | ○                 |                               | ●                     |
| <i>Santiria</i> spp                                   |                  | ★           |             |                   |                               | ●                     |
| <i>Staudtia gabonensis</i> Warb.                      |                  | ★           | ★           |                   |                               | ●                     |
| <i>Trichilia</i> spp.                                 |                  | ★           |             |                   |                               | ●                     |
| <i>Uapaca</i> spp.                                    |                  | ★           | ★           | ○                 |                               | ●                     |
| ARBRES BOIS DE GROS OEUVRE                            |                  |             |             |                   |                               |                       |
| <i>Bailonella toxisperma</i> Pierre                   |                  |             | ★           |                   |                               | ●                     |
| <i>Dacryodes butineri</i> Engl.                       |                  |             | ★           |                   |                               | ●                     |
| <i>Diospyros crassiflora</i> Heim                     |                  |             | ★           |                   |                               | ●                     |
| <i>Entandophragma</i> spp.                            |                  |             | ★           | ○                 |                               | ●                     |
| <i>Fagara macrophylla</i> Engl.                       |                  |             | ★           | ○                 |                               | ●                     |
| <i>Irvingia grandifolia</i> Engl.                     |                  |             | ★           | ○                 |                               | ●                     |
| <i>Klainedoxa gabonensis</i> Pierre                   |                  |             | ★           |                   |                               | ●                     |
| <i>Lophira alata</i> Banks ex Gaertn                  |                  |             | ★           | ○                 |                               | ●                     |
| <i>Lavoa trichiloides</i> Harms                       |                  |             | ★           | ○                 |                               | ●                     |
| <i>Petersianthus macrocarpus</i> (P. beauv.) Liben    |                  |             | ★           | ○                 |                               | ●                     |
| <i>Pterocarpus soyakui</i> Taub.                      |                  |             | ★           |                   |                               | ●                     |
| <i>Pycnanthus angolensis</i> (Welw.) Exell            |                  |             | ★           | ○                 |                               | ●                     |
| <i>Staudtia gabonensis</i> Warb                       |                  |             | ★           |                   |                               | ●                     |
| <i>Swartzia fistuloides</i> Harms                     |                  |             | ★           |                   |                               | ●                     |
| <i>Terminalia ivorensis</i> A. Clev. (introd.)        |                  |             | ★           | ○                 |                               | ●                     |
| <i>Terminalia superba</i> Engl                        |                  |             | ★           | ○                 |                               | ●                     |
| <i>Tieghemella africana</i> Pierre                    |                  |             | ★           |                   |                               | ●                     |
| MAINTENANCE DES SOLS. FERTILISATION                   |                  |             |             |                   |                               |                       |
| <i>Bophia leptobotrys</i> Harms                       | ★                |             |             | ○                 | ●                             |                       |
| <i>Cyrtocodiscus gabonensis</i> Harms                 |                  |             | ■           |                   | ●                             |                       |
| <i>Dialium</i> spp.                                   |                  |             | ★           |                   | ●                             |                       |
| <i>Pentaclethra eerveidiana</i> De wild & Th. Dur     |                  | ★           |             |                   | ●                             |                       |
| <i>Pentaclethra macrophylla</i> Benth                 |                  | ★           |             | ○                 | ●                             |                       |
| <i>Tetrapleura tetraptera</i> Taub                    |                  | ★           |             | ○                 | ●                             |                       |
| <i>Scorodaphneus zenkeri</i> Harms                    |                  | ★           |             |                   | ●                             |                       |
| <i>Calopogonium mucunoides</i> Desv                   |                  | Herbacées   |             | ○                 | ●                             |                       |
| <i>Desmodium</i> spp.                                 |                  | Herbacées   |             | ○                 | ●                             |                       |
| <i>Mimosa pudica</i> L.                               |                  | Herbacées   |             | ○                 | ●                             |                       |
| <i>Stylosanthes</i> sp                                |                  | Herbacées   |             | ○                 | ●                             |                       |
| <i>Zornia</i> sp.                                     |                  | Herbacées   |             | ○                 | ●                             |                       |

B — Pour définir à l'échelle régionale les possibilités d'intégration d'un système agroforestier aux pratiques agricoles actuelles (culture itinérante sur brûlis), des espèces non encore cultivées sont distribuées aux villageois des ethnies Fang et Bakota. Elles sont disposées dans les plantations vivrières d'âge variable où le suivi est également assuré

Les différentes espèces végétales sélectionnées ont été mises en pépinière au stade graine, fruit, plantule ou bouture.

Les espèces forestières ont été prélevées sur les layons des quadrats de recherches écologiques de la station de M'passa. Les autres espèces sont récoltées le long des pistes, dans les villages ou au marché de Makokou.

#### A — ÉTUDE DU COMPORTEMENT DES ESPÈCES EN PARCELLES EXPÉRIMENTALES

Les trois plans schématiques des figures 1 à 3 représentent les parcelles expérimentales, dont la surface (2.500 m<sup>2</sup>) correspond à la superficie moyenne d'une plantation traditionnelle. Les techniques de débroussaie du terrain initialement recouvert de végétation secondaire et du brûlis en fin de saison sèche correspondent également aux méthodes utilisées traditionnellement dans la région de Makokou. La plantation a été faite pendant la saison des pluies entre octobre et décembre 1982.

Dans la parcelle n°1 (fig. 1), les différentes espèces ont été installées en alternance selon une maille régulière de 3 m sur 5 m, en quinconce, les arbres voisins sont toujours d'espèces différentes de manière à observer les effets de compétition interspécifique. L'alternance repose également sur les délais de mise en production des différentes espèces :

— lignes d'espèces à croissance rapide, à production précoce, destinées à être éliminées à 5 ans pour produire piquets de case, bois de chauffe, coeur de palmier (*Elaeis guineensis*, *Macaranga* spp., *Croton olgandrus*, etc...).

— lignes d'espèces à production plus tardive de fruits et de bois (avocatiers, *Pseudospondias longifolia*, *Dacryodes edulis*, *Polyalthia suaveolens*, etc...).

— quelques arbres parsemés de grande taille, à croissance lente et à production beaucoup plus tardive (*Antrocaryon klaineianum*, *Dacryodes buttneri*, *Ballonella toxisperma*, etc...).

Dans la parcelle n°2 (fig. 2), les mêmes espèces sont testées selon un mode de plantation agrégative afin d'observer les effets de synergie ou inversedement de compétition intraspécifique. Les groupements d'une même espèce sont réalisés selon des mailles différentes :

- groupes de 5 individus espacés d'un mètre,
- groupes de 2 ou 3 individus espacés de 20 m,
- individus isolés témoins.

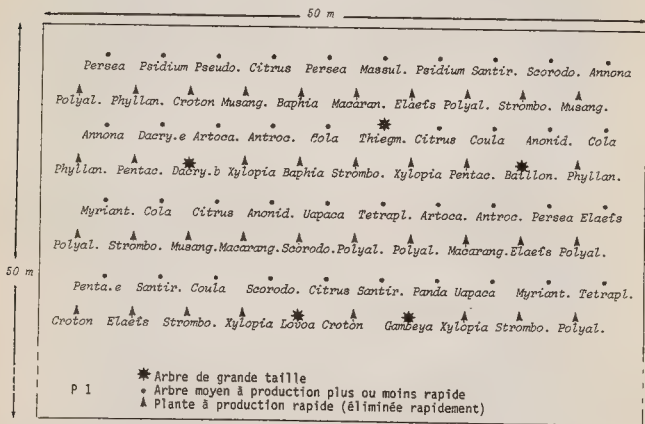


FIG. 1. Schéma de plantation de la parcelle n°1 (P<sub>1</sub>). Disposition régulière de 179 plantes (46 espèces) sur 2.500 m<sup>2</sup>. Pour les noms de genres abrégés, voir tableau 1.

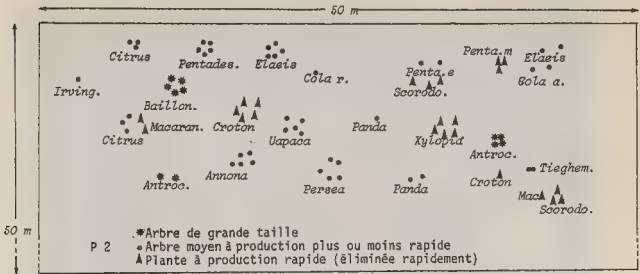
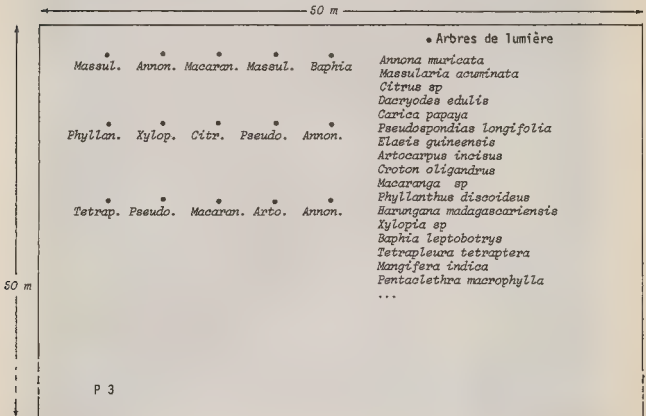
FIG. 2. — Schéma de plantation de la parcelle n° 2 (P<sub>2</sub>). Disposition en groupements de 153 plantes (36 espèces) sur 2 500 m<sup>2</sup>FIG. 3. — Schéma de plantation de la parcelle n° 3 (P<sub>3</sub>). Mise en place dans un premier temps de 60 arbres de lumière (21 espèces) sur 2 500 m<sup>2</sup>.



FIG. 4. — Vue des trois parcelles expérimentales (P<sub>1</sub>, P<sub>2</sub> et P<sub>3</sub>) à la lisière de la réserve forestière de la station de recherches de M<sup>o</sup>passa (L = laboratoires), prise à partir d'un ballon captif le 26 août 1982 au moment du débroussaillage.

L'alternance des arbres de petite taille et des grandes espèces, celle des plantes de lumière et des plantes d'ombre permet également de tester les effets de voisinage.

Dans cette parcelle, nous avons tenu compte de l'hétérogénéité du terrain (sol, végétation d'origine et passage du feu) qui est généralement mise à profit par les villageois dans le choix de l'emplacement de chaque plante vivrière. La disposition des plantes n'y est donc pas géométrique comme dans la première parcelle.

Dans la parcelle n°3 (fig. 3), seules les espèces de lumière à croissance rapide sont installées, en carré de 5 m de côté. Sous le couvert de ces individus, seront ensuite plantées les espèces exigeant une certaine pénombre et une certaine humidité pour croître.

Les trois parcelles sont disposées près de la lisière de la réserve forestière de M'passa, que l'on peut voir sur la première photo (fig. 4) réalisée au moment du débroussaillage au moyen d'un ballon captif. L'hygrométrie moyenne de cette zone est sensiblement plus élevée que vers les vastes espaces débroussaillés autour de Makokou; cependant, des abris sommaires (3 grandes feuilles de Zingiberaceae, *Aframomum giganteum*, piquées en terre) ont été installés pour protéger les jeunes plantules puis enlevés au bout de deux mois pour ne pas gêner la croissance.

Après 6 mois de préparation et de mise en place des plants, nous obtenons un premier bilan tout à fait positif: la reprise végétative a été bonne durant la saison des pluies et la saison sèche suivante a été bien supportée en raison de l'humidité nocturne toujours forte. Certains individus appartenant aux espèces à forte croissance avaient atteint 60 cm en janvier 1983. Citons par exemple *Persea americana*, *Croton oligandrus*, *Harungana madagascariensis*, *Macaranga* spp., *Pentaclethra macrophylla*, *Antrocaryon klaineum*.

Il est bien évident que des répétitions de ces différentes expérimentations seraient indispensables pour obtenir des données statistiques sur les interactions entre espèces. Compte-tenu de nos possibilités matérielles limitées, il était plus urgent de mettre en place une expérience portant sur un nombre d'espèces aussi grand que possible, car aucune recherche dans ce sens n'avait encore été tentée en forêt dense africaine et il était indispensable, dans un premier temps, de tester le maximum de combinaisons possibles.

Sur les quelques expériences actuellement en cours dans d'autres régions du Monde, peu ont été conçues dans la même optique, d'après les publications de la réunion du centre CATIE de Turrialba (1979). Au Mexique, l'implantation de FUENTES FLORES (1979) correspond à la mise en place de notre parcelle n°1 avec alternance des formes biologiques en quinconce. Également au Mexique, dans la province de Yucatan, CHAVELAS (1979) utilise par exemple, sur une de ses parcelles de 12 hectares, 35 espèces installées en plans concentriques: 4 espèces de bois d'oeuvre; 6 espèces de bois de construction; 2 espèces pour la production de bois de cellulose; plus de 10 espèces fruitières; 3 espèces pour les condiments; 4 espèces annuelles de nourriture de base; 1 espèce ornementale et enfin des espèces fourragères, 3 herbacées, 3 arbustives et 1 arborée.

## B — INTÉGRATION AUX CULTURES VIVRIÈRES

Dans le système traditionnel de culture de la région de Makokou, l'homme effectue le débroussaillage de la future plantation et met le feu au bois mort après un temps de séchage d'environ 1 mois. La femme intervient ensuite pour planter et récolter. Près des villages, les hommes prennent la responsabilité des plantations industrielles (café, cacao) dont le produit est destiné à la vente, ainsi que des arbres fruitiers près de la maison.

Pour s'insérer dans ce système socio-économique, les arbres choisis pour les expériences ont été plantés dans les cultures vivrières qui traditionnellement appartiennent aux femmes. Le travail initial de plantation a été effectué par le mari ou par les ouvriers de la station I.R.E.T. et la surveillance des plants reste à la charge de la femme qui assure le désherbage de la plantation.

Les espèces les plus facilement acceptées par les villageois sont celles qui produisent soit du bois pour la construction des cases, soit des fruits et qui ont une croissance rapide (généralement les espèces de lumière). Néanmoins, tous les plants ont été acceptés et installés dans deux plantations de l'année et dans deux plantations âgées de un et deux ans (Tabl. II).

TABLEAU II  
Installation dans les cultures vivrières

|                         | Famille 1  | Famille 2  | Famille 3  | Famille 4  |
|-------------------------|------------|------------|------------|------------|
| Date de débroussaillage | juillet 80 | juillet 81 | juillet 82 | juillet 82 |
| Date d'installation     | 30 oct 82  | 4 nov 82   | 15 oct 82  | 15 nov 82  |
| Nombre d'espèces        | 20         | 19         | 21         | 21         |
| Nombre d'individus      | 49         | 21         | 23         | 23         |

Ces premiers plants ont été disposés tous les 5 à 10 m le long des parcours à l'intérieur de la plantation, volontairement de manière irrégulière; c'est seulement plus tard que les résultats obtenus dans les parcelles expérimentales permettront de mieux connaître les dispositions efficaces. Il n'a pas été construit d'abris, car ce sont les plantes vivrières déjà en place qui assurent l'ombrage et le maintien d'une certaine humidité.

Un tel programme d'introduction est nécessairement progressif. L'approche de familles de plus en plus nombreuses permettra, à long terme, le reboisement de la région avec des espèces arborescentes utiles.

Le devenir des espèces arborescentes introduites dans les plantations existantes pourrait inquiéter, dans la mesure où la récolte des fruits dans la forêt dense se pratique couramment par abattage des arbres et ramassage au sol. En fait, les villageois respectent scrupuleusement toutes les parcelles où l'homme est intervenu: dans les plantations traditionnelles, il est reconnu un certain «droit de propriété» qui persiste tant que la plantation est entretenue ou utilisée. L'expérience a montré que cette pratique, fortement enracinée dans les traditions, peut s'étendre aux autres types de plantations: ainsi une plantation expérimentale, en parcelles monospécifiques, du projet FAO-CITF, localisée près du village d'Ebyeng à 10 km de Makokou, qui avait été laissée à l'abandon depuis plus de 10 ans, n'a plus jamais été touchée par les villageois. Les nouvelles espèces mises en place sont donc intégrées dans la mémoire collective et la pratique de l'Agroforesterie est parfaitement compatible avec la tradition.

## V — CONCLUSIONS

Le programme de recherches expérimentales en Agroforesterie en cours de développement au Gabon vise à déterminer à la fois le meilleur choix des espèces indigènes et introduites, les dispositions spatiales les plus performantes, les apports possibles par les Légumineuses nitrifiantes disponibles localement et à apprécier la production dans ses aspects quantitatifs et qualitatifs.

Les problèmes écologiques (espèces en présence, sol et climat) et les données sociologiques (densité de population et pratiques traditionnelles) diffèrent considérablement d'une région à l'autre, même au niveau du bloc forestier de forêt dense où nous avons mis en place un premier ensemble de recherches. Il paraît donc indispensable de multiplier les expériences au niveau régional pour déterminer les choix d'espèces et les combinaisons spatio-temporelles adaptées si l'on veut ménager à long terme la possibilité d'introduction des pratiques d'Agroforesterie.

Les difficultés actuelles rencontrées dans la reconstitution des milieux forestiers tropicaux exploitables sont liées d'un part à un facteur écologique, l'impossibilité pour beaucoup des arbres de ces régions de se développer en monoculture, d'autre part à un facteur économique, le temps d'immobilisation improductif du terrain lorsque seule la production de bois d'œuvre est envisagée. L'Agroforesterie tourne à la fois ces deux difficultés et constitue le seul espoir de freiner le rythme actuel de destruction des forêts tropicales.

## Remerciements

Le programme de recherches expérimentales en Agroforesterie de Makokou, financé partiellement par l'UNESCO, dans le cadre du programme MAB (Man and the Biosphere) a pu être réalisé grâce à une collaboration suivie avec les autorités de la République Gabonaise, celle notamment de Mr P. POSSO, Directeur de l'I.R.E.T., assisté sur le terrain par A. MOUNGAZI. Nous remercions D. Y. ALEXANDRE, Y. GILLON, F. HALLÉ et C. M. HLADIK pour leur participation à l'élaboration du texte définitif, ainsi que Mr M. HADLEY (Division des Sciences écologiques de l'UNESCO) qui a été un fervent initiateur et nous a toujours assuré son soutien.

## BIBLIOGRAPHIE

- BENE (J.C.), BEALL (H.W.) et CÔTÉ A., 1978. — Les arbres dans l'aménagement des terres sous les tropiques. CRDI, Ottawa, 55 p. (version anglaise : Tree, food and people, 1977)
- BOMPARD (J.), DUCATILLION (C.), HECKETSWEILER (Ph.) et MICHON (G.), 1980. — A traditional agricultural system : village-forest-gardens in West Java. Université de Montpellier, Rapport de DEA, 101 p. + annexes
- C.A.T.I.E., 1981. — Bibliographie on tropical agroforestry, 680 ref. Compilé par J. COMBE, H. JIMENEZ SAA & C. MONGE, Turrialba, Costa Rica.
- CHAVELAS (J.), 1979. — Multiple soil use module for tropical regions (agrosilviculture). In : *Workshop agroforestry systems in Latin America*. Proceedings. G. de las Salas ed., Turrialba, Costa Rica : 79-83.
- COMBE (J.) et BUDOWSKI (G.), 1979. — Classification of Agroforestry techniques. In : *Workshop agroforestry systems in Latin America*. Proceedings. G. de las Salas ed. : 17-47.
- DUBOIS (J.), 1979. — Aspects of Agroforestry systems used in Mayomba and lower Congo (Zaire). In : *Workshop Agroforestry systems in Latin America*. Proceedings. G. de las Salas ed., Turrialba, Costa Rica : 84-90
- DUBOST (G.), 1984. — Comparison of the diets of frugivorous forest ruminants of Gabon. *Journal of Mammalogy*, 65 : 298-316.
- EMMONS (L.H.), 1980. — Ecology and resource partitioning among nine species of african rain forest squirrels. *Ecological Monographs*, 50 : 31-54
- FLORENCE (J.) et HLADIK (A.), 1980. — Catalogue des Phanérogames du N.E. du Gabon - 6ème liste. *Adansonia*, sér. 2, 20 : 235-253
- FUENTES-FLORES (R.), 1979. — Coffee production farming systems in Mexico. In : *Workshop Agroforestry systems in Latin America*. Proceedings. G. de las Salas ed., Turrialba, Costa Rica 60-72.
- GAUTHIER-HION (A.), 1980. — Seasonal variations of diet related to species and sex in a community of *Cercopithecus* monkeys. *Journal of animal Ecology*, 49 : 237-269.
- GAUTHIER-HION (A.), EMMONS (L.H.) et DUBOST (G.), 1980. — A comparison of diets of three major groups of consumers of Gabon (Primates, Squirrels and Ruminants) *Oecologia*, 45 : 182-189
- GUILVARCH (Y.), 1978. — Le jardin traditionnel du paysan haïtien, base du développement. Diplôme d'ingénieur des techniques agricoles. Institut National de Promotion supérieure agricole Dijon
- HALLÉ (N.), 1964. — Première liste de Phanérogames et de Ptéridophytes des environs de Makokou, Kemboma et Belinga. *Biologia Gabonica*, 1 : 41-46.
- HALLÉ (N.), 1965. — Seconde liste de Phanérogames et Ptéridophytes du N.E. Gabon (Makokou, Belinga et Mekambo). *Biologia Gabonica*, 1 : 337-344.
- HALLÉ (N.) et LE THOMAS (A.), 1967. — Troisième liste de Phanérogames du N-E. Gabon. *Biologia Gabonica*, 3 : 113-120.
- HALLÉ (N.) et LE THOMAS (A.), 1970. — Quatrième liste de Phanérogames et Ptéridophytes du N-E Gabon (Bassin de l'Indou). *Biologia Gabonica*, 6 : 131-138.
- HLADIK (A.), 1978. — Phenology of leaf production in a rain forest of Gabon : Distribution and composition of food for folivores. In *The Ecology of Arboreal Folivores*. G.G. MONTGOMERY ed., Smithsonian Institution Press, Washington : 51-71.
- HLADIK (A.), 1982. — Dynamique d'une forêt équatoriale africaine : mesures en temps réel et comparaison du potentiel de croissance des différentes espèces. *Acta Oecologica, Oecologia generalis*, 3 : 373-392.
- HLADIK (A.) et HALLÉ (N.), 1973. — Catalogue des Phanérogames du Nord-Est du Gabon (5ème liste). *Adansonia*, sér. 2, 13 : 527-544
- HLADIK (A.) et HLADIK (C.M.), 1980. — Utilisation d'un ballon captif pour l'étude du couvert végétal en forêt dense humide *Adansonia*, sér. 2, 19 : 325-336
- HLADIK (C.M.), 1973. — Alimentation et activité d'un groupe de chimpanzés réintroduits en forêt gabonaise. *Terre et Vie*, 27 : 44-411
- I.C.R.A.F., 1983. — A selected bibliography of Agroforestry, compiled by L. MAJISU et R. LABELLE, Nairobi, Kenya
- I.R.A.T., 1982. — Bibliographie sur l'Agroforesterie 698 références. Nogent sur Marne, France
- MAC DONALD, (A.H.), 1982. — Agroforestry in the african humid tropics. Proceedings of a workshop held in Ibadan. The United Nations University, Tokyo. 165 p.
- MICHON (G.), BOMPARD (J.), HECKETSWEILER (Ph.) et DUCATILLION (C.), 1983. — Tropical forest architectural analysis as applied to agroforests in the humid tropics : the example of traditional village-agroforest in West Java. *Agroforestry Systems*, 1 : 117-129.
- NAJR (P.K.R.), 1980. — Agroforestry species, a crop sheets manual I.C.R.A.F., Nairobi 336 p

- OLDEMAN (R.A.A.), 1981. — The design of ecologically sound agroforests. In : «*Key points on Agroforestry*» K.F. Wiersum ed. Agricultural University, Wageningen : 75-121.
- RABOT (C.), 1982. — Les jardins vivriers de la Guadeloupe. Approche agroécologique des associations végétales. Mémoire fin d'étude ENITA, DIJON, 106 p. + 36 p. annexes.
- ROLLET (B.), 1980. — Jari. Succès ou échec ? Un exemple agrosylvopastoral et industriel en Amazonie brésilienne. *Bois et forêts des tropiques*, 192 : 3-34.
- WEAVER (P.), 1979. — L'agrosylviculture en Amérique Tropicale. *Unasylva* 31 : 2-12.
- WIERSUM (K.F.), 1980. — Possibilities for use and development of indigenous agroforestry systems for sustained land use on Java. In *Tropical Ecology and Development*. J.I. FURTADO ed. Proc 5th Symposium Tropical Ecology Kuala Lumpur : 515-521.
- WIERSUM (K.F.), 1982. — Tree gardening and taungya on Java : Examples of Agroforestry techniques in the humid tropics. *Agroforestry system*, 1 : 53-70.
- WILKEN (G.G.), 1977. — Integrating forest and small scale farm systems in Middle America. *Agroecosystems*, 3 : 291-302.
- YEN D.E., 1974. — Arboriculture in the subsistence of Santa Cruz. Solomon Islands. *Economic botany*, 28 : 247-284.



## IMPACT DU TRAFIC ROUTIER SUR LES VERTÉBRÉS DANS LE BOCAGE BRETON

par Marie-Charlotte SAINT GIRON

Laboratoire d'Évolution des Êtres organisés  
105, bd. Raspail — 75006 PARIS

MOTS-CLÉS : Trafic routier, Vertébrés

KEY-WORDS : Road traffic, Vertebrates

### ABSTRACT

L'auteur a dénombré les cadavres de Vertébrés sur une route de Bretagne et évalué la biomasse dans les différentes classes. Les variations saisonnières, les liaisons avec le paysage et les conditions atmosphériques sont discutées.

### RÉSUMÉ

La biomasse des Vertébrés de petite et moyenne taille écrasés sur la route est relativement importante. Le nombre des espèces témoigne de la richesse et de la diversité du Bocage traversé par la route. Les variations saisonnières du nombre des cadavres sont liées au cycle annuel des espèces (hibernants) et aux fluctuations de densités. Les petits Mammifères et les Moneaux sont tués surtout près des fermes. Les Hérissons, certains Oiseaux et les Amphibiens sont écrasés à la traversée des bois ; les Hérissons et les Amphibiens également aux carrefours. Beaucoup de Vertébrés sont tués pendant des périodes chaudes, sèches et calmes (Chauves-Souris), les Hérissons plutôt pendant les périodes fraîches et les Amphibiens surtout quand une période humide succède à une période sèche.

La plupart des travaux européens concernant l'impact du trafic routier sur la faune ne prennent en compte que des Vertébrés de taille moyenne ou grande (KEMPF et DICK, 1980) ou encore le Hérisson (DAVIES, 1957 ; BERTHOUD, 1980 ; VIGNES, 1982 a). Des études suivies pendant un laps de temps suffisant et portant sur l'ensemble des Vertébrés sont rares (HODSON, 1966). Citons, pour la France, celle de WAECHTER (1979) entreprise dans un paysage agricole dépourvu de bois et une note récente de TRIPLET (1982). Un travail de ce genre n'existe pas dans le Bocage. Nous l'avons entrepris dans une zone non remembrée, c'est-à-dire avant arasement d'une partie des talus et destruction des haies de bordure en vue de l'élargissement de la chaussée.

### MÉTHODE

Chaque lundi, après l'intense circulation de la fin de semaine, nous avons effectué un passage à pied, aller et

### ABSTRACT

On the impact of road traffic on vertebrates  
in southern Brittany

The author has counted the dead bodies of vertebrates on a road in Brittany and has calculated the biomasses of the different classes killed. The seasonal variations, the relations with the different country-sides and differences caused by atmospheric conditions are discussed.

### SUMMARY

The counting of vertebrates, killed on a busy road in southern Brittany during two years, revealed the important impact of traffic.

The biomass of the killed animals is rather important, even in this study where no large species are enumerated. The great number of species shows clearly the faunal richness of the southern Brittany area.

The seasonal variations in the number of dead bodies are related to the yearly activity cycles (e.g. hibernating species) and/or the population density cycles of the different species.

The type of roadside vegetation plays an important role. Certain species, not always anthropophilic, are killed near houses (small wild mammals, some bird species), others mostly on roads crossing woods (singing birds, hedgehogs, amphibians). The great majority of the species killed are living in the hedges along the roads. Hedgehogs, toads and frogs are often killed on crossings.

Weather conditions also play a role. Most of the species, in particular bats, are killed during warm, dry and non-windy times but hedgehogs are killed mostly during chilly periods. Amphibians are run over at moments of changing weather conditions when a humid and mild period follows a period of fine and dry weather.

retour, sur 2 km de la route nationale n° 137 (tronçon de Rennes à Nantes) dans une ligne droite en partie en légère pente orientée vers le sud. Cette route à 2 voies, d'une largeur de 7 m, traverse la commune de Puceul (Loire-Atlantique) à 34 kilomètres au nord de Nantes. Cette localisation a été choisie pour des raisons de commodité, la voie traversant une zone bocagère étudiée depuis plusieurs décennies. Ce passage s'effectuait toujours en début d'après-midi. Nous n'avons pas séparé les cadavres de Vertébrés tués pendant le jour de ceux tués de nuit.

La route est bordée de banquettes herbeuses (largeur 1,50 m) limitées du côté des cultures par un profond fossé herbeux puis un talus planté de haies. Dans ces conditions, beaucoup de Vertébrés de petite taille, en particulier des Oiseaux, sont projetés dans l'herbe de la banquette où ils demeurent pratiquement invisibles de la route ; d'autres se retrouvent, plus rarement, dans le fossé. Chaque cadavre n'était compté qu'une fois et laissé sur place sauf si une identification au laboratoire était nécessaire.

Sur ce tronçon de route, le trafic fut en moyenne de 5.050 véhicules par jour en 1980, 4.900 en 1981 et 5.330 en 1982. Les variations saisonnières sont faibles. Ce trafic comprend une importante proportion de camions. Des passages avant, pendant et après les «grands week-ends» ne nous ont pas montré de liaison significative entre l'intensité du trafic et la biomasse des Vertébrés écrasés. Les vitesses pratiquées sont le plus souvent supérieures à celles autorisées (90 km à l'heure) étant donné le profil de la voie, l'absence de courbes, la protection des croisements et donc une visibilité relativement bonne sur la plus grande partie du trajet étudié. Notons toutefois que les accidents y sont très fréquents (1 mort, 2 blessés graves et plusieurs blessés légers en deux ans, sur deux

kilomètres).

Certaines portions de la route sont bordées de talus et de haies sur les deux côtés (1.400 m) avec, sur 700 m, des tilleuls plantés sur la banquette (hauteur : environ 5 m), à raison de 7 à 8 arbres en moyenne pour 100 m. Sur 200 m, la route traverse un bois mixte, sur 300 m elle longe les bâtiments et les cours de 3 fermes et enfin 100 m sont bordés de talus dépourvus de haies afin de dégager les carrefours de trois routes secondaires peu fréquentées qui y aboutissent. La route traverse des champs cultivés, principalement en maïs. Il existe 5 mares permanentes distantes de la voie de 100 à 200 m.

Le travail a été effectué entre le 5 mai 1980 et le 26 avril 1982, couvrant donc exactement deux années.

Les comparaisons entre les différents groupes systématiques ont été contrôlées par le test du  $\chi^2$ , bien qu'en raison du grand nombre de paramètres, connus ou inconnus, la signification des tests statistiques soit sujette à caution. Pour la même raison, nous n'avons pas jugé rentable d'effectuer une analyse des correspondances.

TABLEAU I

Liste des Vertébrés trouvés morts sur 2 km de route nationale, au cours de deux années consécutives

| MAMMIFÈRES                       |    | OISEAUX                        |    | REPTILES                 |   | AMPHIBIENS                 |    |
|----------------------------------|----|--------------------------------|----|--------------------------|---|----------------------------|----|
| <i>Erinaceus europaeus</i>       | 37 | <i>Asio otus</i>               | 1  | <i>Anguis fragilis</i>   | 1 | <i>Salamandra atra</i>     | 1  |
| <i>Talpa europaea</i>            | 2  | <i>Sirix aluco</i>             | 3  | <i>Lacerta viridis</i>   | 4 | <i>Triturus helveticus</i> | 1  |
| <i>Crocidura russula</i>         | 1  | <i>Tyto alba</i>               | 7  | Lézards indéterminés     | 2 |                            |    |
|                                  |    | Rapaces indéterminés           | 4  |                          |   | <i>Bufo bufo</i>           | 6  |
| <i>Pipistrellus pipistrellus</i> | 8  |                                |    | <i>Natrix natrix</i>     | 3 | <i>Rana</i> sp.            | 53 |
| <i>Pipistrellus kuhli</i>        | 4  | <i>Troglodytes troglodytes</i> | 4  | Couleuvres indéterminées | 2 |                            |    |
|                                  |    | <i>Erithacus rubecula</i>      | 11 | <i>Vipera aspis</i>      | 4 |                            |    |
| <i>Mustela nivalis</i>           | 6  | <i>Turdus merula</i>           | 2  | Serpents indéterminés    | 2 |                            |    |
| <i>Felis domesticus</i>          | 11 | <i>Phylloscopus collybita</i>  | 1  |                          |   |                            |    |
|                                  |    | <i>Regulus ignicapillus</i>    | 1  |                          |   |                            |    |
| <i>Sciurus vulgaris</i>          | 3  | <i>Parus coerules</i>          | 1  |                          |   |                            |    |
| <i>Micromys minutus</i>          | 1  | <i>Parus major</i>             | 1  |                          |   |                            |    |
| <i>Apodemus sylvaticus</i>       | 6  | <i>Emberiza citrinella</i>     | 2  |                          |   |                            |    |
| <i>Rattus norvegicus</i>         | 13 | <i>Fringilla coelebs</i>       | 5  |                          |   |                            |    |
|                                  |    | <i>Carduelis carduelis</i>     | 1  |                          |   |                            |    |
| <i>Oryctolagus cuniculus</i>     | 3  | <i>Passer domesticus</i>       | 15 |                          |   |                            |    |
|                                  |    | <i>Sturnus vulgaris</i>        | 2  |                          |   |                            |    |
| Mammifères indéterminés          | 21 | <i>Corvus corone</i>           | 1  |                          |   |                            |    |
|                                  |    | <i>Pica pica</i>               | 13 |                          |   |                            |    |
|                                  |    | <i>Gallus domesticus</i>       | 1  |                          |   |                            |    |
|                                  |    | Oiseaux indéterminés           | 70 |                          |   |                            |    |

## RÉSULTATS

Les résultats globaux sont donnés dans le tableau I. Nous avons dénombré les cadavres de 341 petits Vertébrés appartenant à 38 espèces au moins. En termes de biomasse et compte tenu du fait que les cadavres sont le plus souvent des individus jeunes ou subadultes (Amphibiens particulièrement), nous avons calculé l'importance représentée par chaque classe : Mammifères, 80.500 g (y compris les chats domestiques) ; Oiseaux, 12 250 g (y compris une poule) ; Reptiles, 825 g ; Amphibiens, 1.500 g. Les espèces domestiques sont comprises dans ce total car les chats se nourrissent en grande partie de Micromammifères et les poules détruisant les Invertébrés et les petits Vertébrés (Reptiles et Amphibiens) font partie de la chaîne alimentaire dans le paysage rural étudié

## Variations saisonnières

## Mammifères

Les espèces hibernantes sont observées de mars à octobre (Hérissons) ou de mai à septembre (Pipistrelles). Les observations d'hiver sont exceptionnelles (1 Hérisson en décembre). Les autres espèces sont présentes toute l'année avec un pic très net en septembre et un minimum en hiver (Tableau II).

## Oiseaux

Les Oiseaux sont victimes du trafic tout au long de l'année avec un pic net au mois d'août et un ralentissement en hiver (Tableau II).

## Reptiles et Amphibiens

Les Reptiles, peu nombreux, sont observés de juin à novembre. Le plus grand nombre d'Amphibiens est relevé à la fin de l'été avec un pic en septembre. Aucune observation n'a été faite en hiver. Quelques Amphibiens ont été victimes du trafic au printemps mais aucun Reptile (Tableau II).

La répartition saisonnière du nombre de cadavres diffère entre toutes les différentes classes de Vertébrés d'une façon significative.

## Liaison avec le paysage

Nous avons retenu 5 types de bordures de route pour lesquels nous avons tenu compte de la morphologie végétale et non de sa composition spécifique. La séquence suivante est aléatoire :

- 1 — talus plantés de haies avec arbres sur les banquettes et champs cultivés au-delà (700 m),
- 2 — talus avec haies, avec champs cultivés au-delà, pas d'arbres sur les banquettes (700 m),
- 3 — constructions (habitations, granges) (300 m),
- 4 — bois de feuillus d'une profondeur de 100 m d'un côté et 400 m de l'autre (200 m),
- 5 — bordures dégagées aux croisements avec champs cultivés au-delà (100 m)

Nous avons calculé le nombre de Vertébrés trouvés sur 1 km de ces différents paysages. Les chiffres du tableau III indiquent quel serait le nombre de cadavres des différentes catégories de Vertébrés si 1 km de route était bordé uniquement par chaque type de bordure défini. Nous avons exclu bien entendu les espèces domestiques (1 poule et 11 chats) dont la liaison avec les habitations est évidente. La répartition selon les biotopes diffère entre tous les groupes systématiques d'une façon statistiquement très significative, sauf entre les Hérissons et les Amphibiens. Les Hérissons d'une part, les Amphibiens anoués d'autre part, ont été trouvés plus fréquemment dans le bois ainsi que près du carrefour. Les petits passereaux autres que les Moineaux sont plus fréquents dans les bois. Quant aux Micromammifères, à l'exception des Pipistrelles et des Hérissons, ils ont été observés en plus grand nombre au voisinage des constructions. Il en est de même si l'on considère l'ensemble des Oiseaux, ceci en raison du grand nombre des Moineaux anthropiques.

Nous n'avons pas effectué ce type de calcul pour les Reptiles, trop peu nombreux. Signalons toutefois que les 4 Vipères ont été écrasées sur environ 100 m de route, à l'en-

TABLEAU II

Variations saisonnières du nombre de cadavres de Vertébrés (animaux domestiques inclus), sur 2 km de route nationale, au cours de deux années consécutives

|                   | J | F | M | A  | M  | J  | J  | A  | S  | O  | N | D  | Total |
|-------------------|---|---|---|----|----|----|----|----|----|----|---|----|-------|
| Hérissons         | 0 | 0 | 1 | 4  | 6  | 8  | 7  | 6  | 0  | 4  | 0 | 1  | 37    |
| Pipistrelles      | 0 | 0 | 0 | 0  | 4  | 0  | 1  | 3  | 4  | 0  | 0 | 0  | 12    |
| Autres Mammifères | 1 | 0 | 4 | 4  | 4  | 5  | 3  | 13 | 24 | 4  | 3 | 2  | 67    |
| Oiseaux           | 2 | 1 | 2 | 14 | 10 | 21 | 18 | 39 | 21 | 6  | 5 | 7  | 146   |
| Reptiles          | 0 | 0 | 0 | 0  | 1  | 2  | 2  | 5  | 6  | 2  | 0 | 0  | 18    |
| Amphibiens        | 0 | 0 | 2 | 2  | 0  | 0  | 2  | 12 | 27 | 15 | 1 | 0  | 61    |
| Total             | 3 | 1 | 9 | 24 | 25 | 36 | 33 | 78 | 82 | 31 | 9 | 10 | 341   |

droit où une haie épaisse est interrompue.

Pour l'ensemble des espèces, il y a peu de différences suivant que les banquettes sont ou non plantées d'arbres.

TABLEAU III

*Nombre moyen de cadavres pour 1 km de route nationale, en liaison avec la végétation des bordures, au cours de deux années consécutives (animaux domestiques exclus, Surmulots inclus)*

|                         | Haies<br>+<br>Arbres | Haies | Cons-<br>tructions | Bois | Carre-<br>fours |
|-------------------------|----------------------|-------|--------------------|------|-----------------|
| Hérissons               | 11                   | 24    | 17                 | 40   | 40              |
| Pipistrelles            | 4                    | 9     | 3                  | 10   | 0               |
| Autres Mammifères       | 26                   | 20    | 46                 | 15   | 0               |
| Moineaux                | 1                    | 1     | 43                 | 25   | 20              |
| Autres passereaux       | 14                   | 13    | 13                 | 30   | 10              |
| Oiseaux<br>indéterminés | 36                   | 45    | 74                 | 30   | 30              |
| Amphibiens              | 24                   | 23    | 34                 | 50   | 40              |

#### Liaison avec les conditions atmosphériques

Cinq types de temps ont été définis pour les deux périodes comprises entre le 1<sup>er</sup> avril et le 1<sup>er</sup> novembre. Ce sont, en séquence aléatoire :

- 1 — temps chaud, sec et ensoleillé (16 semaines),
- 2 — temps chaud, sec et ensoleillé succédant à une période pluvieuse (3 semaines),
- 3 — temps frais et sec par vent de secteur nord (3 semaines),
- 4 — temps tiède et humide succédant à une période de temps sec (3 semaines),
- 5 — forte pluie et vent avec accalmies ensoleillées (7 semaines).

Les observations de cadavres au cours de l'hiver sont trop peu nombreuses pour que des relations aient pu être établies entre le temps et les animaux écrasés pendant cette période. Le tableau IV résume les résultats obtenus. Les chiffres correspondent au nombre moyen d'individus observés pour une semaine sur les 2 km du parcours. La répartition selon les types de temps diffère entre tous les groupes d'une façon statistiquement très significative.

Dans l'ensemble, une période de temps sec, chaud et calme est favorable aux déplacements des Chauves-Souris du genre *Pipistrellus*, des petits Mammifères, des Reptiles et surtout des Oiseaux. En revanche, elle est défavorable aux Amphibiens et aux Hérissons. Si une période humide et tiède succède à une période sèche et ensoleillée, les Hérissons et surtout les Amphibiens présentent un regain d'activité locomotrice.

#### DISCUSSION

Une analyse multidimensionnelle eut été possible étant donné le nombre des paramètres impliqués dans cette étude. A notre avis, elle n'eut fait que préciser les résultats obtenus à l'aide de tests statistiques classiques étayés par une bonne connaissance du milieu étudié.

La quasi totalité des recherches de ce type a jusqu'ici été faite par observation à partir d'un véhicule. Quelle qu'en soit la vitesse, cette observation ne peut être aussi attentive qu'à pied. L'exemple le plus probant est fourni par le travail de STONER (1935) aux États-Unis qui, pour un parcours de 1.063 miles, n'a dénombré que 66 cadavres de Mammifères (18 chats domestiques, 17 Lapins, 14 Mouffettes, 2 Écureuils, 1 Rat musqué, 1 Surmulot et 13 indéterminés) tous de taille moyenne. Dans le travail présenté ici, 116 Mammifères ont été dénombrés sur seulement 208 km de parcours (2 km hebdomadaires  $\times$  104 semaines). Le tableau V compare nos résultats à ceux de WAECHTER (1979) dont les observations ont également été faites à partir d'un véhicule. Nos données sont nettement plus nombreuses et plus diversifiées. Le dénombrement des cadavres de Hérissons peut se faire à partir d'une voiture sans risque d'erreurs importantes, celui des Oiseaux et des petits Mammifères est à notre avis impossible.

Le nombre des petits Vertébrés observés en 2 ans sur seulement 2 km de route donne une idée de l'impact du trafic

TABLEAU IV

*Nombre moyen hebdomadaire de cadavres dénombrés en liaison avec le type de temps, sur 2 km (animaux domestiques exclus)*

|                   | Chaud et sec | Beau après pluie | Frais et sec | Humide après<br>sécheresse | Pluie, vent et<br>éclaircies |
|-------------------|--------------|------------------|--------------|----------------------------|------------------------------|
| Hérissons         | 0,44         | 0,67             | 1,00         | 0,81                       | 0,43                         |
| Pipistrelles      | 0,20         | 0,00             | 0,00         | 0,00                       | 0,00                         |
| Autres Mammifères | 1,69         | 0,33             | 0,67         | 0,81                       | 0,71                         |
| Oiseaux           | 4,50         | 2,00             | 1,33         | 1,50                       | 1,43                         |
| Reptiles          | 0,75         | 0,00             | 0,00         | 0,06                       | 0,57                         |
| Amphibiens        | 0,75         | 0,00             | 0,00         | 2,13                       | 1,57                         |

sur la petite et la moyenne faune. Ces 341 cadavres représentent par km et par an environ 85 individus et une biomasse totale de 23 770 g. Si l'on différencie les classes, on obtient, y compris les animaux domestiques, par kilomètre de route une biomasse annuelle de :

|            |          |
|------------|----------|
| Mammifères | 20 125 g |
| Oiseaux    | 3 060 g  |
| Reptiles   | 210 g    |
| Amphibiens | 375 g    |

Pour fixer les idées, nous avons calculé que sur la route nationale n° 137, entre Nantes et Rennes, traversant sur l'ensemble de son parcours un paysage bocager sensiblement identique, ce sont chaque année sur les 100 km qui séparent les deux villes : 2 tonnes de Mammifères, 300 kg d'Oiseaux, 21 kg de Reptiles et 37 kg d'Amphibiens qui sont détruits. Une partie de cette biomasse est réutilisée par les charognards mais la majorité est perdue. La longueur du réseau français de routes nationales atteint environ 28 355 km ce qui ferait par an, pour l'ensemble de la France, 570 tonnes de Mammifères, 85 tonnes d'Oiseaux, 6 tonnes de Reptiles et 10 tonnes d'Amphibiens. Bien entendu, certaines zones sont moins riches en Vertébrés que le Bocage étudié mais, dans ce cas, elles abritent souvent des espèces de grande taille (Sanglier, Cerf, Chevreuil) dont la biomasse compense et au-delà la faible représentation des espèces de taille moyenne et petite.

Nous pensons que les chiffres donnés ci-dessus ne représentent qu'un minimum car des restes de petits animaux dissimulés dans les herbes des fossés ont pu nous échapper ; de plus, des cadavres de petite taille peuvent être enlevés par les prédateurs avant notre passage. Toutefois, ce type d'erreur ne semble pas très important. Certains restes se maintiennent dans l'herbe plusieurs semaines (Oiseaux, Belettes) voire plusieurs mois (Hérissons, Serpents). Les Micromammifères et les Amphibiens disparaissent rapidement (1 à 2 semaines) sauf les Craudaux dont l'épaisse peau desséchée est longtemps visible. Bien entendu les conditions de disparition des cadavres varient avec la pluviosité ; les fortes averses lavent la route et éliminent les restes. Elles varient également avec l'emplacement du cadavre qui se maintient moins longtemps sur la chaussée que sur la banquette herbeuse. Un Iroglodyte n'est plus identifiable sur la chaussée au bout d'une heure et son cadavre disparaît totalement en une semaine au plus. Il est en revanche possible que quelques uns des cadavres recensés appartiennent à des animaux capturés par des Rapaces sur ou au voisinage de la chaussée puis abandonnés à l'arrivée d'un véhicule.

En ce qui concerne les Chauve-Souris, les Pipistrelles dénombrées ont, dans 9 cas sur 12, été trouvées à la limite de la banquette, du côté de la chaussée, dans une position qui permet de penser que les animaux s'étaient traînés, aile cassée, jusqu'à l'herbe (SAINT GIRONS, 1981). Nous pensons que les individus blessés qui tentent ainsi de gagner l'abri relatif de la banquette peuvent être capturés par les Rapaces nocturnes, surtout les Éfraines, qui chassent le long des banquettes. Les Pipistrelles figurent en effet au menu des Éfraines en proportion faible, mais leur présence n'est pas exceptionnelle. Le nombre des Pipistrelles dénombrées ici serait donc au-dessous de la vérité. Les Sérotines, *Eptesicus serotinus*, sont également victimes du trafic routier. Nous en avons observées à plusieurs reprises, mais pas sur le tronçon de route étudié.

Onze espèces de Mammifères sauvages sont victimes du trafic. Les plus fréquents sont les Hérissons dont le massacre routier a été maintes fois souligné. Ils constituent l'essentiel de la biomasse détruite. Il n'est pourtant pas certain que cette forte mortalité mette l'espèce en danger, du moins dans l'ouest de la France. Le nombre de cadavres d'Hérissons est

d'autant plus élevé que l'ouverture de la voie est plus récente. Nous l'avons vérifié en empruntant en voiture des tronçons récemment ouverts à la circulation de l'autoroute Bordeaux-Toulouse. Les cadavres étaient anormalement nombreux au printemps de 1981. On en trouvait en moyenne 1 par kilomètre en observant une seule des voies de l'autoroute. La fréquence diminuait considérablement ensuite sur les tronçons de route nationale (environ 1 cadavre pour 20 km de route) qui écoulaient l'ensemble du trafic, à peine ralenti, l'observation portant dans ce cas sur les deux côtés de la voie. Tout se passe comme si les populations des bordures de route « apprenaient » à fuir la chaussée mais ne se trouvaient pas éliminées puisque le nombre des cadavres diminue dans un premier temps mais n'est jamais nul.

En tout cas, les Hérissons demeurent nombreux de part et d'autre de la route étudiée. Pourtant, HANSEN (1969) évalue le nombre annuel des Hérissons victimes du trafic à 120 000 lors d'un premier comptage au Danemark puis, 7 ans plus tard, à 70 000 seulement. Il estime que c'est une preuve de l'influence de la mortalité sur route que la fécondité est impuissante à compenser. Le même auteur écrit que le nombre de cadavres d'animaux qui se déplacent rapidement s'accroît avec la vitesse du trafic. Dans ce cas, une diminution de la vitesse autorisée sur route serait sans effet sur les Hérissons mais favoriserait les Belettes, les Ecrevisses et sans doute également les Oiseaux et les Chauves-Souris.

Parmi les autres Mammifères écrasés figurent des Campagnols du genre *Microtus* dont l'espèce n'a pu être déterminée. Nous n'avons jamais relevé de traces de Musaraignes du genre *Sorex*, ni de Crossopis. *Sorex coronatus* et *S. minutus* sont très fréquents dans la zone traversée par la route mais ne quittent pas volontiers le couvert. L'absence de Crossopis, faciles à reconnaître, indique sans doute que cette espèce répugne à traverser les espaces découverts et secs. OXLEY et al. (1974) ont d'ailleurs montré que l'impulsion à traverser une route peut être inhibée chez les petits Mammifères si la voie est trop large. En ce qui concerne les Carnivores, l'Hermine n'a jamais été trouvée ; elles est rare dans la région. Au cours des 20 dernières années, 1 Putois et 3 Fouines ont été dénombrés sur ce tronçon de route, mais en dehors de la période d'observation. La Fouine est fréquente, le Putois plutôt rare. La Belette est très répandue. Le Campagnol roussâtre (*Clethrionomys glareolus*), le Rat musqué (*Ondatra zibethicus*), le Rat noir (*Rattus rattus*) et le Rat d'eau (*Arvicola sapidus*) espèces facilement identifiables, toutes présentes à moins de 200 m de la chaussée, ne figurent pas parmi les Mammifères déterminés. Nous pensons que le premier ne quitte que rarement l'abri des bois et des haies épaisses. Les animaux semi-aquatiques (Rat musqué, Rat d'eau) se rencontrent de chaque côté de la route mais ne sont pas bien représentés dans ce Bocage relativement sec, avec quelques mares peu profondes mais pas de cours d'eau permanent (voir plus haut). Si les Lapins sont représentés, il n'en est pas de même des Lièvres très rares sur le terrain traversé. En 1964, HAAS estimait que 200 000 Lièvres étaient tués chaque année sur les routes d'Allemagne de l'Ouest, constituant la victime principale du trafic. De même sur une route anglaise, HODSON (1966) dans un biotope très comparable à celui que nous avons étudié (route bordée de banquettes avec fossés et haies limitant des champs cultivés, petit bois, ferme et carrefour) mais traversé par 4 petits cours d'eau a dénombré en deux ans, sur une distance de 2 miles (3,200 m environ), les cadavres de 6 Lièvres et 32 Lapins. DAVIES (1957) estime qu'avant l'épizootie de myxomatose, le Lapin était la principale victime du trafic en Angleterre. Ces résultats sont nettement supérieurs aux nôtres.

Nous avons déterminé 17 espèces sauvages d'Oiseaux, ce qui témoigne en faveur de la diversité de la faune. On note une proportion relativement très élevée de Rapaces (15 sur 146, soit plus de 10 % en individus et un pourcentage bien plus important en biomasse). Ce sont tous des nocturnes à

l'exception d'un individu relevé en très mauvais état qui pourrait être un Faucon crécerelle (*Falco tinnunculus*). A cette exception près, il n'y a pas de Rapace diurne, malgré la fréquence relative des Buses (*Buteo buteo*) dans le paysage traversé. La proportion des Moineaux (*Passer domesticus*) est certainement plus importante que ne l'indique le tableau I. Ils comptent pour une bonne part dans les 70 spécimens indéterminés. Au Danemark, 49 % des Oiseaux recensés dans ces conditions étaient des Moineaux (HANSEN, 1969). En revanche, toutes les Pies (*Pica pica*) ont été dénombrées. Elles ont le plus souvent été trouvées près des cadavres de Hérissons qu'elles dépeçaient, le cas des charognards, tués sur un cadavre lui-même victime du trafic, est classique. Dans le même ordre d'idée, deux cadavres de Putois ont été vus près d'un Ragondin écrasé en Brière (NICOLAU GUILLAUMET, *in verbis*). Quant aux Rouges-Gorges (*Erithacus rubecula*), nous avons à plusieurs reprises trouvé deux cadavres l'un près de l'autre, témoignant peut-être de poursuites lors d'une compétition territoriale. De nombreuses espèces présentes dans le voisinage n'ont pas été trouvées (Pics, Geais par exemple) soit qu'elles volent haut, soit qu'elles ne quittent pas facilement le couvert. L'unique poule écrasée provenait d'un élevage familial ayant libre accès à la route. Notons la quasi inconnue du trafic pour ces volatiles. Le bruit et (ou) les déplacements d'air des véhicules seraient peut-être répulsifs pour les poules.

Les Lézards sont surtout représentés par le Lézard vert (*Lacerta viridis*). L'unique Orvet (*Anguis fragilis*) a été trouvé sur une banquette fraîchement fauchée. Les Couleuvres à Collier (*Natrix natrix*) et les Vipères (*Vipera aspis*) sont nombreuses dans le Bocage traversé par la route.

La présence de nombreux Amphibiens anoures témoigne de l'importance de leurs déplacements. En Angleterre, ils sont écrasés par milliers en se rendant sur les lieux de ponte ou au retour. Les éclosions seraient incapables de compenser l'impact du trafic routier chez le Crapaud commun et l'espèce y est, de ce fait, en régression. Le maximum observé en septembre correspond probablement à une dispersion des jeunes après la métamorphose. Il ne s'agit pas de «pluies de Grenouilles» comme celles maintes fois citées au voisinage des étangs du Roussillon (PETIT et LOMONT, 1956).

En comparant nos données à celles de WAECHTER (1979) dans une zone de champs ouverts d'Alsace, on constate dans le bocage de l'ouest un plus grand nombre d'espèces et d'individus (TABLEAU V). Nous pensons que la différence est liée à un inventaire plus minutieux mais aussi à la richesse spécifique et peut-être également à la diversité plus accentuée dans le bocage que dans les champs ouverts.

## Variations saisonnières

Il existe des variations saisonnières liées à l'activité des espèces (hibernation) et à leur densité. La méthode utilisée dans cette étude ne permettait pas la mise en évidence de différences dues au rythme circadien de l'activité des espèces. Certaines ne sont victimes du trafic que de nuit (Chouette effraie), d'autres uniquement de jour (Moineaux), d'autres encore de jour comme de nuit (Belette) et il existe aussi de ce point de vue des variations saisonnières (SAINT GIRONS, 1966 et 1971).

Le nombre et la nature des animaux écrasés sur la route varient selon la saison. Il existe bien une corrélation, faible mais significative (pour  $n = 12$ ,  $r = 0,66$  à  $0,85$  selon le type de régression adopté,  $p < 0,05$ ), entre l'intensité de la circulation automobile et le nombre global d'animaux tués chaque mois (Fig. 1). Toutefois, dans ce cas précis, il s'agit très probablement d'un artefact, dû à ce que la légère diminution du trafic routier en hiver coïncide avec une période de plus faible activité des animaux et un minimum de densité. Les maxima (juillet pour le trafic routier, septembre pour les animaux tués) ne coïncident d'ailleurs pas.

Les Hérissons comme les Chauves-Souris ne sont observés que l'été. Nous n'avons pas distingué les classes d'âge chez les 37 Hérissons dénombrés. BERTHOUD (1980) a effectué ce travail sur 781 individus tués sur les autoroutes suisses. Il a trouvé des animaux de mars à décembre ; le pic pour les adultes et les subadultes se situe en avril, il est en juillet pour les juvéniles. Notre échantillonnage pour l'ensemble des animaux montre un pic en juin-juillet, dû sans doute à la présence de nombreux juvéniles. De même, BROCKIE (1960 et 1974) ne trouve pas de cadavres pendant l'hiver austral, en Nouvelle-Zélande. Le pic se situe en février-mars ce qui correspond aux mois d'août et septembre sous nos latitudes. Nos résultats sont donc plus proches de ceux de cet auteur que de ceux de BERTHOUD, sans toutefois s'avérer similaires. Les résultats de ROBERT et TRIPLET (1983) en Picardie sont comparables aux nôtres.

Pour les autres Mammifères non domestiques, le pic de septembre est également tout à fait net. C'est précisément le moment où les populations de Micromammifères sont les plus importantes.

La mortalité des Oiseaux est la plus élevée en août-septembre, alors que WAECHTER (1979) trouve un pic en mai, mais les données de cet auteur sont incomplètes pour les mois d'été.

TABLEAU V

Comparaison des résultats obtenus en Alsace (WAECHTER, 1979) et dans le Bocage breton. Les chiffres entre parenthèses correspondent au nombre moyen par kilomètre, pour 100 jours

|            | Alsace<br>197 jours, 10 km |                     | Bretagne<br>730 jours, 2 km |                     |
|------------|----------------------------|---------------------|-----------------------------|---------------------|
|            | Nombre<br>d'individus      | Nombre<br>d'espèces | Nombre<br>d'individus       | Nombre<br>d'espèces |
| Mammifères | 75 (3,81)                  | 11 (0,56)           | 116 (7,95)                  | 12 (0,82)           |
| Oiseaux    | 51 (2,59)                  | 9 (0,46)            | 146 (10,00)                 | 17 (1,16)           |
| Reptiles   | 0                          | 0                   | 18 (1,23)                   | 4 (0,27)            |
| Amphibiens | 1 (0,05)                   | 1 (0,05)            | 61 (4,18)                   | 4 (0,27)            |

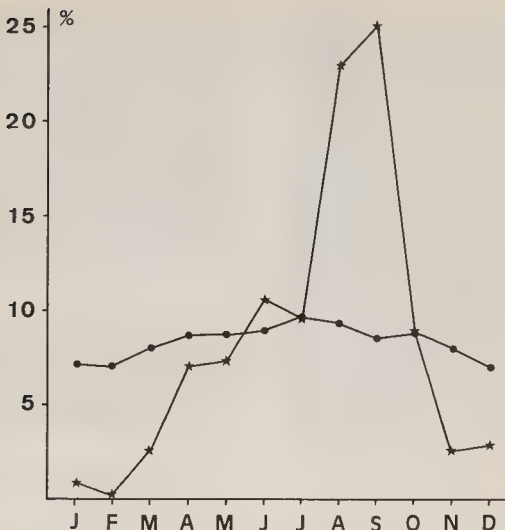


FIG. 1. — Variations saisonnières du trafic routier (points) et du nombre d'individus tués sur la route (étoiles). En pourcentage, sur deux kilomètres de voie, pendant deux années consécutives.

Les Reptiles n'apparaissent que de mai à octobre en raison de leur latence hivernale. Il en est de même des Amphibiens dont le pic, en septembre, est particulièrement net. A cette époque, ce sont les jeunes qui sont écrasés par dizaines sur le tronçon de route étudié.

#### Variations avec le paysage

Le rôle joué par la typologie des paysages dans la répartition des Mammifères a déjà été signalé (SAINT GIRONS, 1977). SPRAGUE (1939) a noté l'importance de la végétation bordant les routes sur le nombre de cadavres de Lièvres (*Lepus californicus*) au Kansas. Si la végétation n'assure pas une alimentation suffisante, les animaux se déplacent plus et sont ainsi plus exposés au trafic. Ce qui vaut pour les Lièvres américains vaut peut-être aussi pour d'autres espèces sans qu'il soit toujours possible de séparer le rôle du gîte de celui du couvert.

Les bordures de routes constituent des écotones riches en espèces et en individus. Elles sont, en tous lieux, fréquentées par un grand nombre de prédateurs (PIENAAR, 1968). En Grande-Bretagne, elles offrent des lieux de reproduction à 20 des 50 espèces de Mammifères, 40 des 200 espèces d'Oiseaux, les 6 Reptiles, 5 des 6 Amphibiens qui constituent la faune des Vertébrés (WAY, 1977). Dans le cas du Bocage, ce ne sont pas les banquettes, fauchées à plusieurs reprises au cours de la belle saison, ni les fossés régulièrement curés, mais les talus plantés de haies qui abritent la majorité des espèces. Il en est de même dans les haies bordant les champs à droite et à gauche des routes (SAINT GIRONS, 1978). Plus la végétation des bordures est diversifiée, plus le nombre des espèces animales est élevé. Le fait que les banquettes soient plantées ou non d'arbres ne semble pas jouer de rôle sur le nombre des cadavres dénombrés. Ce qui compte, c'est la présence d'une haie. Lorsque celle-ci est absente, les Pipistrelles et les Mammifères terrestres autres que le Hérisson ne franchissent que peu ou pas la chaussée. Le phénomène est moins net pour les Oiseaux.

La présence de fermes apportant de nombreux abris et fournissant une nourriture abondante coïncide avec un pic de fréquences des cadavres de Micromammifères sauvages et de Moineaux. Six Moineaux ont ainsi été trouvés au niveau d'une ferme sur environ 20 m de route, le lendemain de la rentrée d'une récolte de céréales. Au contraire, la traversée d'un bois coïncide avec un pic de cadavres de Hérissons, de petits Passereaux autres que les Moineaux et d'Amphibiens anoures. En Grande-Bretagne, HODSON (1966) a noté que les Surmulots (*Rattus norvegicus*) étaient plus nombreux dans les zones boisées qu'au voisinage des fermes (58 individus dénombrés au total). En Loire-Atlantique au contraire, 7 des 13 Surmulots ont été tués près de fermes assez mal tenues. Ce rongeur est fréquemment victime du trafic (VIGNES, 1982 b). BERTHOUD (1980) a montré que les constructions, même isolées, jouent un rôle positif dans la distribution des Hérissons. Ce rôle paraît moins accentué dans le Bocage La traversée d'un carrefour se traduit par un second pic de mortalité chez les Hérissons et les Amphibiens anoures. Ceci est sans doute dû au fait que les Hérissons ont tendance à suivre les haies. Celles-ci étant interrompues une cinquantaine de mètres avant les carrefours pour dégager la visibilité, les Hérissons désorientés traversent la chaussée à la recherche du couvert. Les Amphibiens anoures fréquentent les fossés également interrompus aux carrefours. Le danger est donc le même que pour les Hérissons.

Les restes de Reptiles sont trop peu nombreux pour que nous tentions d'établir une liaison entre leur fréquence et le type de bordure de la chaussée. Toutefois, la trouvaille de 4 cadavres de Vipères, presque au même endroit, nous semble intéressante et corrobore ce que l'on sait des biotopes fréquentés par ces Reptiles. Lorsqu'elles se déplacent, les Vipères suivent les haies et recherchent le couvert. On peut admettre qu'une Vipère suivant la haie arrive à l'endroit où celle-ci est interrompue, passe le fossé humide qui la borde et va en face rechercher un nouveau couvert dense en traversant la chaussée.

### Variations avec les conditions atmosphériques

L'activité locomotrice spontanée des Vertébrés sauvages est en liaison avec les éléments du temps tels que la température, l'humidité et le vent. L'intensité de cette activité est reflétée par le nombre des animaux écrasés sur les routes (BERTHOUD, 1980). Il n'est pas facile de caractériser les conditions atmosphériques au cours d'une semaine écoulée, celles-ci évoluant très vite en climat océanique. Les périodes de stabilité de beau comme de mauvais temps sont courtes. Entre le 1 avril et le 1 novembre, au cours des 2 années d'observation, nous n'avons trouvé que 32 semaines pouvant se classer dans l'un ou l'autre des 5 types de temps définis plus haut.

Il existe une pointe d'activité chez les Hérissons au cours des périodes fraîches et le nombre d'individus écrasés est moins important pendant les périodes très chaudes comme au cours des semaines froides. Ceci n'est pas en accord avec les données de BERTHOUD (1980) mais le climat de la Suisse est bien différent de celui de la Bretagne. Les Pipistrelles n'ont été trouvées que par temps sec et chaud, sans vent, ce qui correspond à ce que l'on sait de l'activité des Chauves-Souris européennes. Les autres Mammifères, les Oiseaux et les Reptiles sont plus actifs pendant les périodes chaudes et sèches alors que les Amphibiens ont un pic en période humide, surtout lorsque celle-ci succède à une période sèche. Cette liaison avec le temps se fait sans doute par l'intermédiaire de la nourriture disponible (Invertébrés) en ce qui concerne les espèces prédatrices.

L'action négative des routes sur les populations des Verté-

brés ne s'exerce pas uniquement par la mortalité due au trafic, il faut également noter l'influence perturbatrice du bruit qui demeure encore peu connue chez les Mammifères sauvages. Des recherches poursuivies dans des zones de poliers des Pays-Bas (van der ZANDE *et al.*, 1980) montrent que la densité des nids d'Oiseaux est en relation directe avec la distance de la voie chez la Barge rousse (*Limosa limosa*), le Vanneau (*Vanellus vanellus*) et le Chevalier gambette (*Tringa totanus*) ; de plus, la densité diminue quand le volume du trafic augmente. Ces phénomènes n'agissent vraisemblablement pas avec la même intensité chez toutes les espèces pourraient expliquer dans une certaine mesure que toutes les espèces d'Oiseaux présentes dans le Bocage ne soient pas victimes du trafic. Il pourrait en être de même pour les Mammifères, en particulier les Hérissons qui « apprennent » à éviter les routes. Cette hypothèse demande vérification. L'importance du maillage routier est sans doute un facteur capital, quelque peu compensé il est vrai par la grande longueur de l'écotone ainsi créé, facteur bénéfique pour la variété et la densité des populations de petits Vertébrés. BOURQUIN et MEYLAN (1982) ont ainsi montré l'importance des banquettes d'autoroutes sur les populations de Campagnols des champs, *Microtus arvalis*.

### CONCLUSIONS

Le dénombrement des Vertébrés tués sur une route très fréquentée du Bocage breton, poursuivi pendant deux ans, met en évidence l'importance de l'impact du trafic.

- La biomasse des individus tués est loin d'être négligeable, même si, comme c'est le cas ici, aucune espèce de grande taille ne figure dans les relevés.
- La variété des espèces témoigne de la richesse spécifique du Bocage.
- Les variations saisonnières dans le nombre des cadavres sont en liaison avec le cycle annuel de l'activité (hibernants) et (ou) les cycles de densité de population des différentes espèces.
- Le type de bordure de la voie joue un grand rôle. Certaines espèces, pas nécessairement anthropiques, sont tuées au voisinage des maisons (Micromammifères sauvages, Oiseaux), d'autres surtout dans les bois (petits Passereaux, Hérissons, Amphibiens). La grande majorité des espèces est liée à l'existence des haies de bordure des routes. Enfin, les Hérissons et les Amphibiens anoures sont souvent victimes du trafic aux carrefours.
- Les conditions atmosphériques jouent également un rôle. La plupart des espèces, en particulier les Chauves-Souris, sont surtout tuées par temps chaud, sec et calme mais les Hérissons le sont de préférence pendant les périodes fraîches. Les Amphibiens sont écrasés au moment des changements de temps, quand une période humide et tiède succède à une période de beau temps sec.

### BIBLIOGRAPHIE

- BERTHOUD (G.), 1980. — Le Hérisson (*Ermineus europaeus* L.) et la route. *Rev. Ecol. (Terre et Vie)*, 34, p. 361-372.
- BOURQUIN (J.D.) et MEYLAN (A.), 1982. — Les peuplements de Micromammifères le long des autoroutes : Inventaire faunistique et exemples d'occupation par *Microtus arvalis* (Pallas). *Rev. Suisse Zool.*, 89, p. 977-991.
- BROCKIE (R.), 1960. — Road mortality of the hedgehog, *Ermineus europaeus* L., in New Zealand. *Proc. Zool. Soc. London*, 134, p. 505-508.

- BROCKIE (R.), 1974 — Studies on the hedgehog, *Erinaceus europaeus* L., in New Zealand. These Dr. Philosophie, Université Victoria, Wellington, p. 141-150.
- DAVIES (J. L.), 1957. — A hedgehog road mortality index. *Proc. Zool. Soc., London*, **128**, p. 606-608.
- HAAS (W.), 1964. — Verluste von Vögeln und Säugern auf Autostrassen. *Ornith. Mitt.*, **16**, p. 245-250.
- HANSEN (L.), 1969. — Trafikdøden i den danske dyreverden. *Dansk. Orn. Foren. Tidsskr.*, **63**, p. 81-92.
- HODSON (N. L.), 1966. — A survey of road mortality in mammals (and including data for the Grass snake and Common frog). *J. Zool., London*, **148**, p. 576-579.
- KEMPF (C.) et DICK (A.), 1980 — Les études menées en Alsace sur l'impact des routes sur les Mammifères et sur la faune en général in «Mammifères d'Alsace», C. KEMPF et G. BAUMGART éd. Guides Gesta. Coll. : Patrimoine naturel, p. 79-87.
- OXLEY (D. J.), FENTON (M. B.) et CARMODY (G. R.), 1974. — The effect of roads on populations of small mammals. *J. appl. Ecol.*, **11**, p. 51-59.
- PETIT (G.) et LOMONT (H.), 1958. — Nouvelle pullulation de pélobates dans la région de Canet (P. O.) *Vie et Milieu*, **9**, p. 131-132.
- PIENAAR (V.) de V., 1968. — The ecological significance of roads in a national park. *Koedoe*, **11**, p. 169-174.
- ROBERT (J. C.) et TRIPLET (P.), 1983. — Les Mammifères de la Somme. *Picardie-Ecologie*, N° 2 (Hors série), p. 1-120.
- SAINT GIRONS (M. C.), 1966. — Le rythme circadien de l'activité chez les Mammifères holarctiques. *Mém. Mus. nat. Hist. nat.*, **40**, p. 101-187.
- SAINT GIRONS (M. C.), 1971 — Le rythme circadien de l'activité des Mammifères. Ses facteurs écologiques et éthologiques. *Bull. Soc. zool. France*, **96**, p. 331-342.
- SAINT GIRONS (M. C.), 1977. — Morphologie végétale et répartition des Mammifères. *Byd. tot. Dierk., Amsterdam*, **47**, p. 120-130.
- SAINT GIRONS (M. C.), 1978. — Les Micromammifères du Bocage, in «Les Bocages. Histoire, Écologie, Économie», Colloque international C.N.R.S. Juillet 1976, Rennes, p. 343-346.
- SAINT GIRONS (M. C.), 1981. — Notes sur les Mammifères de France, XV — Les Pipistrelles et la circulation routière. *Mammalia*, **45**, p. 131.
- SPRAGUE (J. M.), 1939. — Notes on mammal mortality on highways. *J. Mammal.*, **20**, p. 110-111.
- STONER (D.), 1935. — Highway mortality among mammals. *Science*, **81**, p. 401-402.
- TRIPLET (P.), 1982. — Mammifères écrasés sur la route Amiens-Beauval un type d'étude à la portée de tous. *Picardie-Nature*, **15**, p. 21-26.
- VIGNES (J. C.), 1982 a — Mortalité routière du Hérisson (*Erinaceus europaeus* L.) dans le S.O. de la France. *Bull. Centr. Et. Rech. Sc., Biarritz*, p. 7-22.
- VIGNES (J. C.), 1982 b — Mortalité routière du Surmulot (*Rattus norvegicus*) dans le S.O. de la France. *Bull. Centr. Et. Rech. Sc., Biarritz*, p. 23-30.
- WAECHTER (A.), 1979. — Mortalité animale sur une route à grande circulation, *Mammalia*, **43**, p. 577-579.
- WAY (J. M.), 1977. — Roadside verges and conservation in Britain : a review. *Biol. Conserv.*, **12**, p. 66-74.
- ZANDE (A. N.) van der, TER KEURS (W. J.) et WEIJDEN W. J.) van der, 1980. — The impact of roads on the densities of four bird species in an open field habitat. Evidence of a long distance effect. *Biol. Conserv.*, **18**, p. 299-321.



## LES DIFFÉRENTES ÉTAPES DE LA PERTE DE L'APTITUDE AU VOL CHEZ LES TIPULIDÉS ET LES LIMONIDÉS (DIPTERA, NEMATOCERA) VIVANT SOUS CLIMAT FROID

par Jacques BRUNHES

Université de Clermont-Ferrand, Les Cèzeaux, B.P. 45 — 63170 AUBIÈRE

et Christophe DUFOUR

Musée d'Histoire Naturelle, Terreaux 14 — CH 2000 NEUCHÂTEL

**MOTS-CLÉS :** Aptérisme, climats froids, facteurs écologiques, sélection naturelle, modifications morphologiques et anatomiques

**KEY-WORDS :** Apterism, cold climates, ecological factors, natural selection, morphological and anatomical changes

### RÉSUMÉ

Une étude des Limonidés et des Tipulidés des hautes régions du Massif central français nous a permis de déceler 13 espèces qui présentent à des degrés divers une perte de l'aptitude au vol.

Cette perte de l'aptitude au vol affecte, dans 9 cas sur 13, les seules femelles ; dans les 4 autres cas mâles et femelles ont une capacité de vol réduite ou nulle.

A l'exception de *Pedicia rivosa mannheimi* toutes ces espèces apparaissent au printemps, en automne et en hiver.

L'analyse des pressions sélectives qui ont pu conduire à la perte de l'aptitude au vol fait apparaître le rôle du vent et du froid sur des insectes mauvais voliers, dont les femelles sont autogènes, à une période où la prédation est faible. L'étroite spécificité de certains biotopes de développement larvaire doit aussi favoriser la perte de l'aptitude au vol d'insectes vivant dans des régions ventées.

Les modifications morphologiques liées à cette perte de l'aptitude au vol concernent essentiellement la taille des ailes, la morphologie du thorax et l'adaptation des pattes à la marche. La régression de la taille des ailes est un phénomène progressif qui débute très près des ailes normales et qui atteint l'aptérisme complet. Chez les femelles incapables au vol les pattes peuvent être deux fois plus courtes que celles des mâles ; elles sont d'autre part plus épaisses.

Dans la cavité thoracique les muscles striés du vol peuvent être partiellement ou entièrement régressés. Les muscles tubulaires latéraux qui ne régressent que très partiellement permettent le maintien des ailes sur l'abdomen et peuvent aussi les animer de mouvements lents. Chez les espèces aptères (*Niphadobata*) les muscles tubulaires latéraux régressent presque complètement ; la cavité thoracique est alors largement occupée par la musculature tubulaire de la marche.

Les oeufs mûrs peuvent temporairement réinnover de l'abdomen distendu dans la cavité thoracique vide : ce phénomène a été observé chez 4 espèces. Chez *Phylidorea platyptera* les ovaires occupent durablement la cavité thoracique.

La perte de l'aptitude au vol apparaît aussi comme un phénomène très progressif, plus fréquent qu'il était admis et qui affecte essentiellement les femelles. Elle semble débiter par une atrophie progressive des muscles striés du vol, se poursuit par une régression progressive des ailes et un renforcement des pattes. Si la pression sélective en faveur d'une telle perte de l'aptitude au vol est très forte elle affecte alors le mâle et la femelle.

### SUMMARY

*The different steps in the loss of flying aptitude in Tipulids and Limonids (Diptera, Nematocera) living under cold climate*

A study of Limonidae and Tipulidae carried out in the elevated regions of the French Massif central enabled the discover of 13 species showing various degrees of inability to fly.

In 9 cases out of 13, the loss of ability to fly concerns only females, in the 4 remaining males and females are either partly or totally unable to fly.

Except for *Pedicia rivosa mannheimi*, all species occur in Spring, Autumn or Winter.

The study of selective pressures which may lead to the loss of flight stresses the effects of cold and windy climate on poor flying insects, the females of which are autogenous at a time of the year where rate of predation is low. The high specificity of some larval habitats may also favour the loss of ability to fly for species living in windy regions.

Morphological changes bound to inability to fly concern mainly the length of wings, shape of thorax and adaptation of the legs to walking. Reduction of wing length which is progressive ranges according to the species from a wing very close to normal to its total absence.

In non-flying females, legs can be half as long as in the males, and much stronger. In the thorax, indirect flight muscles may be partly or totally lacking. The only slightly reduced lateral direct muscles permit holding the wings over the abdomen, and produce slow beating movements.

In wingless species (*Niphadobata*) even the lateral direct muscles are nearly totally reduced, whilst thorax is then largely occupied by the walk muscles.

In four species ripe eggs may enter for a time the empty thorax while the abdomen is distended; in *Phylidorea platyptera*, the ovaries occupy regularly the thoracic cavity.

Loss of ability to fly appears to be a mostly progressive phenomenon, more frequent than usually estimated, and mainly concerning females. It appears to begin by an atrophy of the flight muscles, followed by the reduction of length of wing and strengthening of the legs. When the selective pressure against flying is very strong, both sexes may be concerned.

Chez les insectes ptérygotes et tout particulièrement chez les Diptères la perte de l'aptitude au vol est un phénomène relativement fréquent qui affecte des espèces dont le mode de vie ne nécessite pas de déplacements aériens (parasitisme permanent ou prolongé, vie troglobie ou hypogée, commensalisme d'insectes sociaux, etc...), ou encore des espèces capables de survivre sous des climats extrêmes qui rendent les déplacements aériens particulièrement difficiles ou risqués (climats froids, vents permanents et forts). Ce phénomène peut également s'observer chez des espèces soumises à des pressions sélectives bien précises. HEMMINGSEN (1956) a ainsi montré que les femelles de Tipulidés qui introduisent leur abdomen dans le sable pour déposer leurs oeufs aussi profondément que possible présentent fréquemment une régression des ailes.

HACKMAN (1964) a effectué, chez l'ensemble des Diptères, une révision particulièrement complète de ces différents cas d'aptérisme et de brachyptérisme.

Plus récemment DUFOUR et BRUHNES (sous presse) ont recensé les Tipulidés de la Région Paléarctique occidentale qui présentent à des degrés divers une perte de l'aptitude au vol. En conclusion ces auteurs proposent une analyse des différentes pressions sélectives susceptibles de conduire à une inaptitude au vol.

Notre propos sera d'étudier ici l'apparition de la perte de l'aptitude au vol chez deux familles de Diptères Nématocères (Tipulidés et Limonidés) vivant dans une région montagneuse d'Europe occidentale (Massif central français), et d'en évaluer la fréquence.

Nous essaierons ensuite de mettre en évidence les principales pressions sélectives qui peuvent y conduire et de préciser les différentes modifications anatomiques et morphologiques qui jalonnent la perte progressive de l'appareil du vol.

## I — MÉTHODES ET TECHNIQUES

Les précédentes études concernant la perte de l'aptitude au vol chez les Diptères se sont fondées, pour l'essentiel, sur l'examen morphologique des ailes. Un insecte est alors reconnu inapte au vol si ses ailes sont jugées trop courtes ou mal formées pour assurer le vol.

Par ailleurs, quelques éthologistes ont pu observer que sur le terrain certains insectes ne volaient pas alors qu'ils étaient pourvus d'ailes normalement formées. En l'absence d'études de laboratoire plus approfondies, il était alors impossible de dépasser la présomption et de conclure à une réelle perte de l'aptitude au vol.

Après avoir nous aussi constaté que certaines espèces pourvues d'ailes de taille et de morphologie normale étaient parfaitement aptes au vol, nous avons fondé notre étude à la fois sur des observations de terrain et sur une étude histologique de la musculature du vol.

La recherche sur le terrain des insectes ayant perdu l'aptitude au vol s'effectue à l'aide d'un filet fauchoir à main. Les insectes récoltés sont invités à s'échapper vers le haut du filet laissé largement ouvert.

Tous les individus qui se révèlent incapables de quitter le filet en volant sont rapportés au laboratoire pour y subir un test complémentaire. Cette technique de capture active nous a aussi permis de préciser la période d'émergence et de dater la disparition de chaque espèce.

Si les récoltes au filet ne permettent de capturer que des mâles d'une espèce, les recherches sont alors intensifiées, l'expérience ayant en effet montré que les chances de découvrir des femelles aptes au vol sont alors considérables.

A ces techniques sur le terrain, nous avons associé la mise en observation au laboratoire de blocs de tourbe ou de terre prélevés en montagne. Cette dernière technique de récolte nous a permis d'obtenir entre autres une femelle inapte au vol qui était restée introuvable lors des récoltes au filet.

Au laboratoire nous avons placé les insectes récoltés dans une enceinte close située dans une pièce dont la température de l'air était de 20°C. Nous avons ainsi pu séparer les insectes aptes au vol lorsque la température est comprise entre 5 et 12°C mais qui peuvent voler à 20°C de ceux qui ont réellement perdu l'aptitude au vol et cela quelle que soit la température.

Ces dernières espèces ont été fixées au DUBOSQ-BRASIL et incluses dans la résine (EPON) en vue d'une étude histologique du thorax\*.

## II — TIPULIDÉS ET LIMONIDÉS DU MASSIF CENTRAL INAPTES AU VOL : HISTORIQUE

En ce qui concerne les Tipulidés du Massif central, l'examen morphologique classique ne permet de reconnaître que 2 espèces aptes au vol parmi les 39 espèces actuellement recensées. Chez ces 2 espèces une régression très importante des ailes ne laisse aucun doute sur leur inaptitude au vol. Il s'agit de *Tipula g. gimmerthali* LACKSCHEWITZ (rapport ailes/abdomen = 0,20) et *Tipula p. pagana* MEIGEN (rapport ailes/abdomen = 0,45).

D'autre part, parmi les 86 espèces de Limonidés récoltées à ce jour dans les hautes régions du Massif central 3 présentent une nette régression des ailes et avaient donc été reconnues aptes au vol. Il s'agit de *Pedicia rivosa mannhemmsi* LINDNER, *Limoniphila platyptera* MACQUART, et *Niphadobata lutescens* LUNDSTRÖM.

Chez *Pedicia r. rivosa* L. mâle et femelle possèdent des ailes normalement développées qui atteignent ou dépassent l'extrémité abdominale. Cependant, LINDNER (1966) devait découvrir dans la Forêt Noire allemande une population de *Pedicia rivosa* dont les femelles étaient toutes brachyptères (rapport ailes/abdomen = 0,5) et qui étaient donc aptes au vol. Cette population homogène devait recevoir le nom de *Pedicia rivosa mannhemmsi* LINDNER. Nous avons retrouvé cette sous-espèce dans les hautes régions du Massif central où elle est à la fois abondante et, semble-t-il, la seule sous-espèce présente (cf. Planche 1).

Le mâle de *Limoniphila platyptera* a été décrit en 1826 par MACQUART mais il a fallu attendre 1969 pour que MARTINOVSKY et STARY découvrent et décrivent la femelle de cette espèce. Les femelles de *L. platyptera* sont restées si longtemps inconnues parce qu'elles sont de petite taille mais aussi parce que leur brachyptérisme prononcé (rapport ailes/abdomen = 0,15) ne leur permet pas de sortir de la strate herbacée ou muscinale où elles se déplacent. Dans le Massif central cette espèce est très abondante en mai et juin.

Enfin, nous noterons la présence dans le Massif central de 2 espèces appartenant au genre *Niphadobata* : *Niphadobata lutescens* (LUNDSTR.) et *N. arverna* n. sp. (en préparation). Comme toutes les espèces appartenant au genre *Niphadobata* la nouvelle espèce récoltée dans la chaîne des Dômes est totalement dépourvue d'ailes (cf. Planche 1).

## III — RÉSULTATS

### 3.1. Inventaire des espèces ayant perdu l'aptitude au vol

\* L'étude histologique a été effectuée avec la collaboration technique de Mme Y. MARAND et Mme G. LILLALME.



1

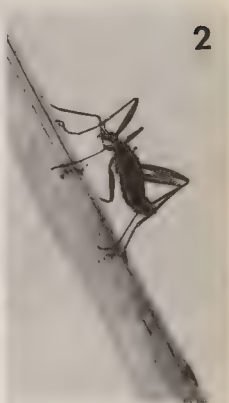
2 mm

12 mm

2,6 mm



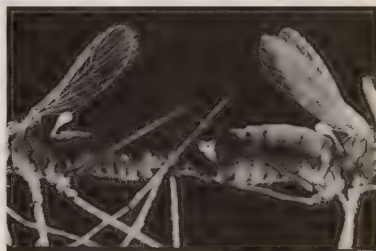
3



2

2,6 mm

4



PL. 1 — Limonides ayant perdu l'aptitude au vol. 1 - *Phylidorea heterogona* ♀, ailes normales. 2 — *Niphadobata arverna* ♂ aptensisme complet, balanciers bien développés; 3 — *Pedicia rivosa mannheimi*, ♀ brachyptères; 4 - Couple de *Melophilus ater*; léger brachyptérisme

TABLEAU 1

*Limoniidés et Tipulidés du Massif central français ayant perdu partiellement ou totalement l'aptitude au vol*  
 (\*) espèces dont l'aptitude au vol avait déjà été signalée ;  
 ★ aptitude au vol ; ● regression partielle de l'aptitude au vol ;  
 ○ inaptitude au vol

|                                                                         | ♂ | ♀ |
|-------------------------------------------------------------------------|---|---|
| <b>Limoniidae</b>                                                       |   |   |
| * <i>Niphadobata lutescens</i> (LUNDSTROM)                              | ○ | ○ |
| <i>Niphadobata arverna</i> BRUNHES<br>(en préparation)                  | ○ | ○ |
| <i>Ormosia</i> ( <i>Rhypholophus</i> )<br><i>phryganoptera</i> KOLENATI | ○ | ○ |
| <i>Molophilus ater</i> MEIGEN                                           | ○ | ○ |
| <i>Eriocnopa diuturna</i> (WALKER)                                      | ★ | ● |
| * <i>Limnophila platyptera</i> (MACQUART)                               | ★ | ○ |
| <i>Phylidorea heterogyna</i> BERGROTH                                   | ★ | ○ |
| * <i>Pedicia rivosa manheimi</i> LINDNER                                | ★ | ○ |
| <b>Tipulidae</b>                                                        |   |   |
| * <i>Tipula</i> (Sav.) g. <i>gimmerthali</i><br>LACKSCHEWITZ            | ★ | ○ |
| <i>Tipula</i> (Sav.) <i>subnadicornis</i><br>ZETTERSTEDT                | ★ | ○ |
| * <i>Tipula</i> (Sav.) p. <i>pagana</i> (MEIGEN)                        | ★ | ○ |
| <i>Tipula</i> (Platy.) <i>melanoceros</i> SCHUMMEL                      | ★ | ● |
| <i>Tipula</i> (Platy.) l. <i>luteipennis</i> MEIGEN                     | ★ | ○ |

Nos résultats reportés sur le tableau 1 font apparaître qu'àux 5 espèces dont l'aptitude au vol avait été, (ou pouvait être) reconnue après le seul examen des ailes viennent s'ajouter 7 autres espèces qui, possédant des ailes normales ou subnormales ne pouvaient être soupçonnées de totale inaptitude au vol. Ce sont donc actuellement pour les seules montagnes d'Auvergne 13 espèces dont l'aptitude au vol a été reconnue.

Ce tableau permet aussi de souligner une nouvelle fois que les femelles perdent plus fréquemment que les mâles leur aptitude au vol. Chez 9 espèces sur 13 en effet, seule la femelle a perdu l'aptitude au vol alors que le mâle n'apparaît jamais seul inapte au vol. Chez 4 espèces mâles et femelles sont dans l'impossibilité de voler.

En ce qui concerne *Ormosia* (*Rhypholophus*) nous avons récolté deux mâles inaptes au vol dans le massif du Sancy ; leurs ailes sont de taille normale mais l'examen histologique a confirmé les observations de terrain en nous révélant une très forte regression des muscles indirects du vol. Les femelles de cette espèce demeurent encore inconnues.

Chez les femelles d'*Eriocnopa diuturna* et de *T. melanoceros* la perte de l'aptitude au vol n'est que partielle. La musculature réduite de ces 2 Diptères permet à la femelle de *T. melanoceros* de voler après avoir déposé sa ponte et à celle d'*E. diuturna* de sautiller ou de se laisser tomber en agitant les ailes.

Le caractère progressif de la perte de l'aptitude au vol est discuté ci-dessous (3.4 et 3.5).

### 3.2. Perte de l'aptitude au vol et période d'apparition des imagos

L'ensemble de nos résultats rassemblés dans le tableau 2 et la figure 1 montre que les espèces inaptes au vol apparaissent pour l'essentiel au début et à la fin de la période de pleine activité des écosystèmes montagnards.

Ce phénomène est bien mis en relief par l'évolution annuelle des pourcentages des Limoniidae inaptes au vol par rapport aux espèces présentes au cours des différents mois. On constate en effet que les rares espèces hivernales sont toutes inaptes au vol.

Parmi les premières espèces qui apparaissent après la fonte des neiges, 50 % en avril puis 27,2 % en mai sont dans l'impossibilité de voler.

Cette proportion va progressivement décroître, passant à 8,9 % en juin (4/45) puis à 4,6 % en juillet (2/42).

Avec l'arrivée de l'automne et des premiers froids le pourcentage des espèces inaptes au vol va croître à nouveau, passant de 6,2 % en août à 15 % en septembre, 12,5 % en octobre et 28,5 % en novembre.

On remarque également qu'une seule des espèces dont la femelle est inapte au vol (*Pedicia r. manheimi*) apparaît pendant la période estivale (juin à début septembre). Il est d'ailleurs à noter que les femelles de *P. rivosa* sont les plus grosses connues chez les Limoniidae de la région paléarctique ! Les 12 autres espèces sont soit printanières soit automnales ou hivernales. Aucune de ces espèces n'est présente à la fois au printemps et en automne.

### 3.3. Discussion

Chez les insectes, la perte de l'aptitude au vol constitue une réponse adaptative à des pressions sélectives très variées aux premiers rangs desquelles nous citerons le parasitisme permanent, le commensalisme dans les sociétés d'insectes, la vie troglobie ou endogée, etc... (HACKMAN, 1964).

Des facteurs climatiques tels que le froid et le vent peuvent également exercer une pression sélective dans le sens d'une réduction de la capacité du vol. De très nombreux auteurs ont en effet souligné la forte proportion d'insectes brachyptères ou aptères que l'on rencontre dans les zones climatiques froides telles que les biomes tundra et taiga, en altitude entre la zone des neiges permanentes et celle de la forêt ainsi que dans les îles de l'Océan austral (HEMMINGSEN, 1956 ; HEMMINGSEN et NIELSEN, 1965 ; BYERS, 1969 ; DUFOUR et BRUHNE, sous presse ; MANI et GIDDINGS, 1980 ; SEGUY, 1965).

MANI et GIDDINGS notent que dans l'Himalaya « nearly 50 % of the total nival insects so far known in the region are apterous and the frequency rises to about 60 % at elevation above 4.000 m. The majority of the remaining species, which have more or less developed wings, rarely fly ». Il est hautement probable que si un examen histologique des insectes ne volant pas avait pu être pratiqué, ils auraient été reconnus inaptes au vol et la proportion des insectes himalayens ayant perdu l'aptitude au vol aurait atteint 70 ou 80 %.

### Action du froid

Dans les régions relativement méridionales comme le Massif central (45° de latitude nord) et peu élevées (altitude comprise entre 1.000 et 1.700 m), les conditions climatiques qui prévalent dans les biomes froids n'apparaissent qu'en altitude, au début ou à la fin de l'hiver. Elles sont cependant

suffisamment sélectives pour que dans ces régions on puisse encore mettre en évidence une forte proportion d'aptitude au vol au printemps et en automne (cf. fig. 1)

Cette influence du froid et éventuellement du manque d'oxygène ne semble pas s'exercer directement sur le phénotype comme l'hypothèse en a plusieurs fois été avancée. L'élevage en laboratoire de plusieurs espèces reconnues inaptes au vol (*Pedicia rivosa mannhemisi*, *Phylidorea heterogina*, *Molophilus ater*) nous a en effet permis d'obtenir à 400 m d'altitude et à une température moyenne de 19°C des imagos en tous points identiques à ceux que nous avions récoltés sur le terrain (cf. Planche 1).

Plusieurs auteurs ont d'autre part souligné que les basses températures ne semblaient pas affecter de façon identique les mâles et les femelles d'une même espèce, ce qui pouvait contribuer à mettre en doute l'influence de la pression sélective de la température sur la perte de l'aptitude au vol (HACKMAN, 1964).

Dans le Massif central nous avons pu nous aussi constater que chez 9 des 13 espèces recensées les mâles volent tout à fait normalement alors que les femelles sont inaptes au vol. Nous ne pensons cependant pas que cette observation puisse laisser planer un doute sur la valeur sélective du froid vis-à-vis des mutants inaptes au vol.

TABLEAU 2

Période d'apparition des Limonidés et Tipulidés  
ayant perdu l'aptitude au vol

| ESPÈCES                                               | J   | F   | M | A  | M    | J   | J   | A   | S  | O    | N    | D   |
|-------------------------------------------------------|-----|-----|---|----|------|-----|-----|-----|----|------|------|-----|
| <b>LIMONIDÉS</b>                                      |     |     |   |    |      |     |     |     |    |      |      |     |
| <i>Niphadobata lutescens</i>                          |     |     |   |    |      |     |     |     |    |      |      |     |
| <i>Niphadobata arverna</i>                            |     |     |   |    |      |     |     |     |    |      |      |     |
| <i>Ormosia (Rhypholophus) phryganoptera</i>           |     |     |   |    |      |     |     |     |    |      |      |     |
| <i>Limnophila platyptera</i>                          |     |     |   |    |      |     |     |     |    |      |      |     |
| <i>Molophilus ater</i>                                |     |     |   |    |      |     |     |     |    |      |      |     |
| <i>Phylidorea heterogina</i>                          |     |     |   |    |      |     |     |     |    |      |      |     |
| <i>Eriocnopa diuturna</i>                             |     |     |   |    |      |     |     |     |    |      |      |     |
| <i>Pedicia r. mannhemisi</i>                          |     |     |   |    |      |     |     |     |    |      |      |     |
| Nombre d'espèces inaptes au vol                       | 2   | 1   | 0 | 1  | 3    | 4   | 2   | 2   | 3  | 1    | 2    | 2   |
| % d'espèces inaptes par rapport aux espèces présentes | 100 | 100 | 0 | 50 | 27,2 | 8,9 | 4,6 | 6,2 | 15 | 12,5 | 28,5 | 100 |
| <b>TIPULIDÉS</b>                                      |     |     |   |    |      |     |     |     |    |      |      |     |
| <i>Tipula subnodicornis</i>                           |     |     |   |    |      |     |     |     |    |      |      |     |
| <i>Tipula luteipennis</i>                             |     |     |   |    |      |     |     |     |    |      |      |     |
| <i>Tipula melanoceros</i>                             |     |     |   |    |      |     |     |     |    |      |      |     |
| <i>Tipula pagana</i>                                  |     |     |   |    |      |     |     |     |    |      |      |     |
| <i>Tipula gimmerthali</i>                             |     |     |   |    |      |     |     |     |    |      |      |     |
| <b>NOMBRE TOTAL D'ESPÈCES INAPTES</b>                 | 2   | 1   | 0 | 1  | 4    | 5   | 2   | 2   | 7  | 4    | 2    | 2   |

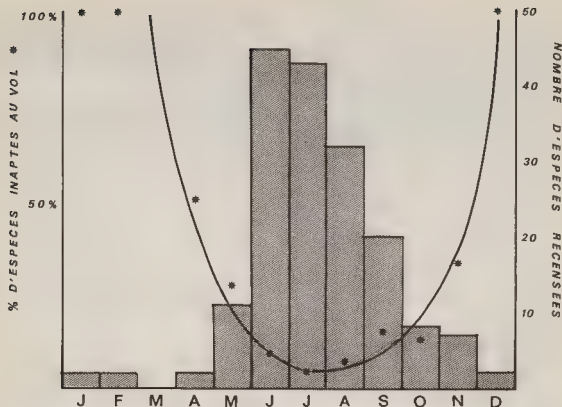


FIG. 1. — Évolution comparée au cours d'un cycle saisonnier du nombre des Limonidés recensés (histogramme) et du pourcentage des espèces inaptes au vol (courbe).

En effet, en montrant qu'un échauffement préalable des muscles du vol est nécessaire au vol et que cet échauffement doit être plus fort chez les insectes pesants PRINGLE (1974), ELDER (1975) et MAY (1981) ont apporté un élément décisif à ce dossier.

Chez les insectes dont la température thoracique a pu être mesurée pendant le vol (Lépidoptères, Coléoptères), il est apparu que celle-ci était comprise entre 35 et 40°C. Un pareil échauffement nécessite une activité musculaire qui devra être d'autant plus importante que la température de l'air sera plus basse et que l'insecte sera plus lourd.

Si l'on considère maintenant que mâles et femelles d'une même espèce possèdent le même appareil de vol (ailes de taille identique) mais que l'abdomen des femelles, distendu par une ponte comprenant de 100 à 350 gros oeufs, est plus de 4 fois plus lourd que celui des mâles, on comprend mieux pourquoi les basses températures constituent un handicap beaucoup plus important pour les femelles que pour les mâles. Si le handicap est plus grand la pression sélective exercée sur les femelles sera également plus importante ce qui nous semble de nature à rendre compte de la forte proportion de femelles inaptes au vol.

Cette action sélective du froid semble d'autre part affecter plus particulièrement les insectes mauvais voliers tels que les Orthoptères (95 % d'aptérisme ou de «non volant» dans l'Himalaya) des Dermaptères (100 % d'inaptes au vol) les Carabidae (90 % d'inaptes au vol) (MANI et GIDDINGS, 1980).

Si les Tipulidés et les Limonidés figurent parmi les familles

de Diptères non parasites présentant l'un des plus forts taux d'inaptes au vol, nous pensons que cela est fortement imputable à la lourdeur de leur corps.

#### Action du vent

L'influence des vents violents associés à des exigences très précises quant au lieu de développement larvaire renforce probablement la pression sélective due au froid.

Cette action sélective du vent vis-à-vis des Diptères présentant le caractère «inaptitude au vol» a été de nombreuses fois signalée en ce qui concerne la faune des plages (BRAUNS, 1959) ou celle des îles et des caps battus par les vents (ZIMMERMAN, 1948 ; HEMMINGSEN, 1956 ; DUFOUR et BRUHNE, sous-pressé).

Dans les zones montagneuses le risque d'être emporté par le vent peut être extrêmement grave pour les femelles dont les oeufs ne se développent que s'ils sont déposés dans des biotopes bien précis et peu représentés tels que : zones sablonneuses exposées au sud ; tourbières dispersées en montagnes comme le sont les îles d'un archipel, etc...

Dans de telles conditions une mutation réduisant la taille des ailes, leur prise au vent, et par conséquent les risques d'être emporté pendant le vol ou d'être arraché de la strate herbacée ou de la zone sablonneuse favorable constitue un caractère hautement avantageux qui s'imposera rapidement à l'ensemble du pool génétique.

C'est une telle expérience que L'HÉRITIER (1937) a réa-

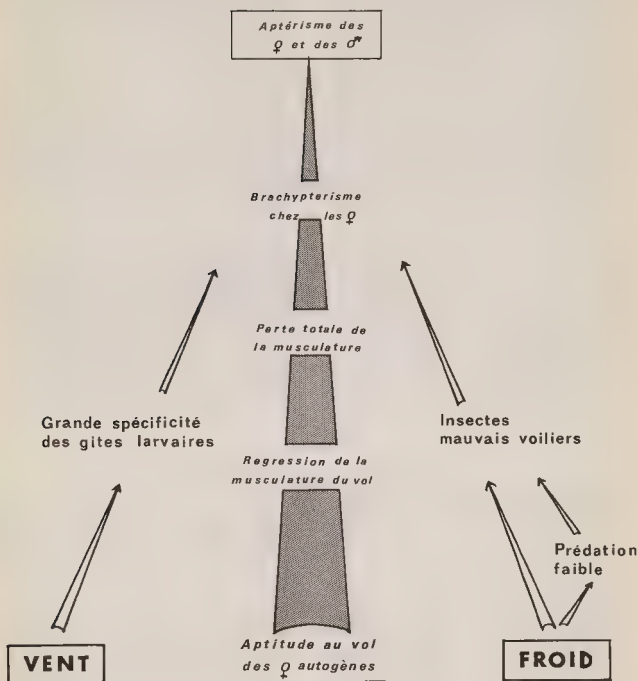


FIG. 2 — Les différentes étapes de la perte de l'aptitude au vol chez les Limoniidés et Tipulidés soumis à la pression sélective du vent et du froid.

lisé en abandonnant sur la terrasse d'une maison une cuvette contenant un milieu nutritif et un mélange de *Drosophiles* aptères et normalement ailées. Au bout de quelques générations il ne restait dans la cuvette que des *Drosophiles* aptères ; les *Drosophiles* ailées avaient été emportées par le vent ou s'étaient dispersées activement au risque fort probable de ne pas retrouver un milieu favorable pour déposer leurs pontes.

C'est un phénomène analogue de sélection naturelle que nous pensons avoir observé dans les petites tourbières du Massif central. Dans ces biotopes froids et largement ouverts les femelles de *Tipula gimmerthali* et *Phylidorea heterogina* apparaissent avec les premières gelées et parfois les premières neiges d'automne.

Elles se hissent alors le long des herbes et émettent des phéromones qui permettent aux mâles normalement aptes au vol de les rejoindre. Immobilisées, elle sont souvent difficiles à localiser pour l'entomologiste mais les visites que leur font les mâles se déplaçant face au vent nous ont souvent permis de déceler leur présence. Quelques heures seulement après avoir été fécondées, et sans prendre le risque de s'envoler et d'être emportées loin de la tourbière, elles redescendent alors le long de leur support et déposent leur ponte dans le biotope le plus favorable à leur développement : celui dont elles sont elles-mêmes issues.

Ces lourdes femelles aptères ne pourraient résister à une prédation forte par les araignées et les fourmis en particulier. La sélection de l'aptitude au vol est donc d'autant moins contrariée que cette prédation est faible en automne et au printemps.

Ainsi les mâles, plus légers et qui volent plus facilement aux basses températures, localisent les femelles, se déplacent et les fécondent. Si d'aventures, certains d'entre eux sont emportés par le vent ce sera sans conséquences graves pour l'espèce. S'ils peuvent atteindre une autre tourbière, ils pourront alors participer à la panmixie de l'espèce.

Si les conditions climatiques sont plus rigoureuses encore

que celles qui prévalent en automne et au printemps, la perte de l'aptitude au vol peut alors affecter les deux sexes : c'est notamment le cas des *Niphadobata* et des *Chionea* qui n'apparaissent qu'en hiver et dont les deux sexes sont totalement aptères. Dans de telles conditions la panmixie est beaucoup plus difficile à réaliser et l'espèce a tendance à se morceler en autant d'espèces que de populations isolées ; c'est ce que l'on voit apparaître d'autant plus clairement en Europe que le genre *Niphadobata* est plus étudié.

### 3.4. Perte de l'aptitude au vol et modifications morphologiques

La reconnaissance d'une inaptitude au vol chez les Diptères repose essentiellement sur l'étude morphologique de l'appareil du vol et notamment sur celle de la taille des ailes.

Cependant, un examen plus approfondi devait permettre à quelques auteurs de déceler des modifications morphologiques mineures ou induites telles que : réduction des halteres, modification de la morphologie du thorax et des pattes.

#### Morphologie des ailes

Dans sa révision concernant la perte des ailes chez les Diptères HACKMAN (1964) propose d'utiliser le terme de *brachyptères* pour désigner des insectes aux ailes nettement réduites, ne permettant pas le vol mais sur lesquelles les nervures radiales sont encore distinctes ; le terme de *microptère* étant réservé aux espèces ne présentant que de très petits appendices de forme variable aux nervures généralement indistinctes. Lorsque les ailes ne sont plus représentées que par de petites écailles, HACKMAN propose que soit alors employé le terme d'*aptère* ; les ailes très étroites mais de longueur presque normale et dont les nervures antérieures sont bien marquées seront dites *sténoptères*.

Tableau 3

Rapport entre la longueur des ailes (en mm) et la longueur de l'abdomen chez les espèces ayant perdu l'aptitude au vol

| ESPÈCES                      | ♂                      |                       |                      | ♀                      |                       |                      |
|------------------------------|------------------------|-----------------------|----------------------|------------------------|-----------------------|----------------------|
|                              | Longueur de l'aile (n) | Longueur de l'abdomen | Rapport aile/abdomen | Longueur de l'aile (n) | Longueur de l'abdomen | Rapport aile/abdomen |
| <i>Niphadobata lutescens</i> | —                      | 4,75 (2)              | —                    | 5                      | (1)                   | —                    |
| <i>Niphadobata arverna</i>   | —                      | 5,2 (2)               | —                    | 5,4                    | (1)                   | —                    |
| <i>Limnophila platyptera</i> | 8,12 (10)              | 5,13                  | 1,58                 | 1,58 (2)               | 7,3                   | 0,15                 |
| <i>Tipula gimmerthali</i>    | 12,25 (10)             | 7,17                  | 1,7                  | 1,9 (10)               | 9,2                   | 0,20                 |
| <i>Tipula pogana</i>         | 11,07 (7)              | 7,2                   | 1,53                 | 3,5 (3)                | 7,8                   | 0,45                 |
| <i>Pedicia r. mannheimsi</i> | 22 (10)                | 19,1                  | 1,15                 | 10,8 (10)              | 20,7                  | 0,57                 |
| <i>Molophilus ater</i>       | 1,84 (10)              | 1,97                  | 0,93                 | 1,8 (10)               | 2,5                   | 0,71                 |
| <i>Phylidorea heterogina</i> | 10,4 (10)              | 7,9                   | 1,3                  | 7 (6)                  | 8                     | 0,87                 |
| <i>Tipula subnodicornis</i>  | 13,5 (10)              | 8,3                   | 1,62                 | 10,1 (10)              | 10,3                  | 0,98                 |
| <i>Tipula luteipennis</i>    | 14,1 (5)               | 9,6                   | 1,47                 | 12 (4)                 | 11,97                 | 1,0                  |
| <i>Tipula melanoceros</i>    | 13,2 (10)              | 8,6                   | 1,52                 | 12,6 (10)              | 11,8                  | 1,06                 |
| <i>Eriocnopa diurtina</i>    | 4,8 (10)               | 3,7                   | 1,3                  | 4,7 (10)               | 4,1                   | 1,16                 |

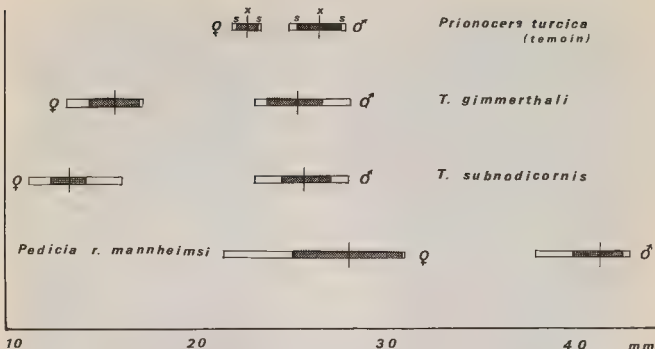


FIG. 3. Réduction de la taille des pattes chez les femelles incapables au vol (*T. gimmerthali*, *T. subnodicornis*, *Pedicia r. mannheimsi*) par rapport aux mâles de ces trois espèces et aux imagos d'une espèce apte au vol (*P. turcica*) (Mensuration de la patte prothoracique)

Les résultats reportés sur le tableau III et ceux concernant plus particulièrement *T. gimmerthali* (DUFOUR et BRUNHES, sous presse) montrent en effet que la réduction de la taille des ailes exprimée dans le rapport ailes/abdomen est un phénomène extrêmement progressif probablement soumis à une commande génétique complexe et qui ne laisse apparaître ni étapes, ni seuils.

Cette observation est si vraie que la distinction entre aile de «taille normale permettant le vol» et aile «nettement régressée brachyptères, ne permettant pas le vol» s'avère tout-à-fait impossible.

Lorsque le rapport ailes/abdomen est inférieur à 0,60 il ne fait aucun doute que les ailes sont suffisamment régressées pour que le vol soit impossible; cela est notamment le cas pour *L. platyptera*, *T. gimmerthali*, *T. pagana* et *Pedicia r. mannheimsi*.

En ce qui concerne *Molophilus ater* nous nous trouvons dans une zone intermédiaire où la distinction est si peu nette que certains auteurs (EDWARDS, 1939) parlent de tendance à la réduction alaire mais sans toutefois affirmer (ou soupçonner) que le vol était impossible alors que d'autres auteurs (HACKMAN, 1964) signalent que le mâle seul était brachyptère. Mais peut-être existe-t-il comme cela a été signalé chez d'autres Diptères par SEGUY (1965) et DUFOUR et BRUNHES (sous presse) diverses populations dont les ailes sont de tailles différentes ce qui expliquerait la diversité de ces affirmations?

Si le rapport ailes/abdomen atteint ou dépasse 0,80, l'examen des ailes, dont les proportions et la nervation sont par ailleurs tout à fait normales, ne permet plus de déceler d'incapacité au vol. Chez les femelles de *Tipula subnodicornis* et de *T. luteipennis* les ailes sont le plus souvent aussi longues que l'abdomen et il faut les comparer à celles des mâles pour soupçonner qu'il existe bien chez elles un début de brachyptérisme. En pratique cette brachyptérie est si légère qu'elle

n'avait jamais permis de déceler l'incapacité au vol des femelles.

Si la brachyptérie est donc un phénomène bien réel, il convient de souligner qu'elle peut débiter très discrètement et qu'elle doit être dissociée de l'aptitude au vol car il est peu probable que la très légère brachyptérie des femelles de *T. luteipennis* puisse être à l'origine de leur perte d'aptitude au vol.

Notre deuxième remarque concerne la difficile distinction entre brachyptérisme et microptérisme. La commande génétique apparaît en effet si nuancée que le passage entre brachyptérisme et aptérisme laisse à notre avis bien peu de place pour cette étape intermédiaire distincte que serait le microptérisme.

En conclusion, nous soulignerons que la régression des ailes apparaît comme un phénomène progressif qui débute à l'aile sub-normale et qui atteint l'aptérisme complet. Cela apparaît aussi bien si l'on considère différentes espèces (cf. ci-dessus) que si l'on analyse des espèces possédant à la fois les formes ailées et brachyptères (DUFOUR et BRUNHES, sous presse). Nous noterons également que si l'examen de la morphologie alaire permet souvent de déceler une perte de l'aptitude au vol, il est de nombreux cas où ce seul examen se révèle inopérant. Le brachyptérisme peut débiter de façon si discrète qu'il ne nous semble pas forcément à l'origine de la perte de l'aptitude au vol.

#### Le thorax, les haltères et les pattes

Après la réduction parfois spectaculaire de la taille des ailes, ce sont les modifications du thorax, des haltères et plus rarement des pattes, qui ont attiré l'attention des entomologistes.

Au niveau du thorax la perte de l'aptitude au vol est très

généralement associée à un développement faible du mésothorax qui renferme habituellement les muscles striés moteurs des ailes. Chez la plupart des Diptères ce mésothorax est donc beaucoup plus développé que le pro ou le métathorax.

Chez les Diptères inaptes au vol la régression ou la disparition de la musculature striée est parfois associée à un bonnement moins prononcé du mésonotum (SCHMITZ, 1951; RICHARD, 1957-1960). Ce phénomène est nettement perceptible chez les *Niphadobata* et les *Chionea*; il est encore bien marqué chez *Molophilus ater* mais il est si discret chez la plupart des *Tipulidae* qu'une dissection du thorax est toujours nécessaire pour confirmer que la musculature du vol est bien absente chez les espèces dont le mésonotum semble aplati.

BITSCH (1955) a par contre très clairement montré que chez *Niphadobata lulescens*, cette réduction du mésothorax est associée à l'absence de méron et à la disparition de nombreuses sutures tergaux et pleurales.

De nombreux auteurs ont d'autre part souligné que la réduction des ailes mésothoraciques est souvent associée, chez les Brachycères en particulier, à celle des haltères qui représentent sur le métathorax les vestiges d'une deuxième paire d'ailes (BRAUNS, 1938, 1939-1951; RICHARD, 1957).

Chez les Nématocères par contre la réduction des haltères et des ailes ne semble pas liée. Les haltères peuvent en effet rester bien développées alors que les ailes sont très réduites; c'est ce que l'on observe chez le mâle brachyptère du Bibionide *Penthetria holosericea*, chez le Scatopsidé aptère *Triptompha paludicola* (LINDNER, 1949), chez les Sciaridae *Corynopiera alpina* (MOHRIG et al., 1978), *Bradysia pseudocampesiris*, *Plastosciara falcata* (MOHRIG, 1978). Il en est de même chez les *Niphadobata* et les *Chionea* qui possèdent de longues haltères alors que les ailes mésothoraciques sont à peine perceptibles à l'œil nu.

Il n'en est cependant pas toujours ainsi et des haltères très régressées, parfois même absentes, peuvent être associées à des ailes réduites ou absentes. De tels faits ont été notamment rapportés par MOHRIG et MAMAIEV chez les *Sciaridae* et les *Cecidomyiidae*, par DUFOUR et BRUHNES op. cit. en ce qui concerne les *Tipules* et par MATILE (1975) chez les *Keroplathidae*.

Ces observations très différentes contribuent à souligner l'indépendance des commandes génétiques présidant à la disparition de l'un ou de l'autre organe.

Au cours de notre étude la comparaison des haltères mâles et femelles des 9 Nématocères chez lesquels la femelle seule a perdu l'aptitude au vol ne nous a pas permis de déceler de différences morphologiques nettes. Chez les *Limoniidae* et les *Tipulidae* que nous avons étudiés une régression des ailes ou de l'aptitude au vol en général n'est donc pas associée à une régression analogue des haltères. Au contraire, chez le genre aptère *Niphadobata*, comme chez le genre *Chionea* les haltères apparaissent particulièrement bien développées (cf. Planches I et III).

La réduction de la taille des pattes chez les femelles inaptes au vol est par contre spectaculaire. L'étude comparée des pattes prothoraciques de *Pedicia r. mannheimsi*, *T. subnodicornis* et *T. gimmerthali* (cf. fig. 3) nous a en effet montré que les pattes femelles pouvaient être près de deux fois plus courtes que celles des mâles aptes au vol. Ainsi, la taille moyenne de la patte prothoracique du mâle de *T. subnodicornis* est de 25,7 mm alors qu'elle n'est que de 13,1 chez la femelle. Chez toutes les espèces inaptes au vol on peut observer une réduction de la taille des pattes même si la régression n'est pas toujours aussi spectaculaire que celle observée chez *T. subnodicornis*. Tout se passe comme si la perte de l'aptitude

au vol avait renforcé la tendance générale qu'ont les femelles du genre *Tipula* à posséder des pattes plus courtes et plus épaisses que celles des mâles (cf. fig. 3).

De plus chez les espèces parfaitement redaptées à la marche comme le sont les *Chionea* et les *Niphadobata* les coxae apparaissent remarquablement développées et ne sont plus pendantes sous le thorax mais orientées latéralement (BITSCH, 1955).

Si de telles réductions de taille et de telles modifications morphologiques sont nécessaires pour retrouver une aptitude à la marche, on peut se demander quel est le rôle des pattes démesurées des mâles. S'agit-il essentiellement de stabilisateurs pendant le vol, d'organes d'accrochage à l'atterrissage? Ce ne sont assurément plus des appendices de la marche!

### Perte de l'aptitude au vol et modifications anatomiques

L'étude de la cavité thoracique d'Empidides inaptes au vol mais pourtant normalement ailés (*Chersodromia hirta* WALK.) a permis à MERCIER (1924) de montrer que cette inaptitude au vol était due à une importante régression des muscles du vol. Une atrophie analogue des muscles alaires a pu être observée chez les Sphaeroceridae brachyptères (*Copromysa (Apterina) pedestris* MEIG.) et chez les Hippoboscidae sténoptères (*Crataerina pallida* Latreille) ou aptères (*Melophagus ovinus* L. (CUENOT et MERCIER, 1922)). Chez une femelle appartenant au genre *Chionea* sp. BYERS (1969) devait observer par ailleurs une régression complète des muscles du vol, du développement de la musculature des pattes et une remontée jusque dans la cavité thoracique de 2 ou 3 gros oeufs prêts à être pondus.

Une importante régression des muscles indirects du vol a d'autre part été signalée par KACKMAN (1964) chez un *Tipulide* brachyptère (*T. gimmerthali*).

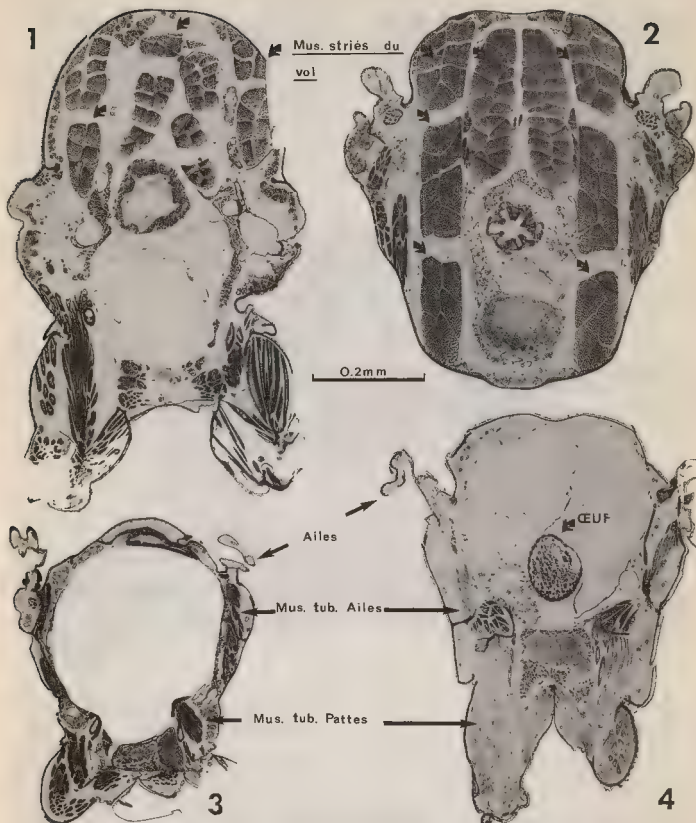
Enfin, cette régression de la musculature du vol peut n'affecter qu'une phase de la vie de imago. C'est ainsi que les Diptères parasites présentant une phase libre et une phase ectoparasite perdent non seulement leurs ailes mais aussi leurs muscles alaires après avoir atteint leur hôte. C'est le cas notamment de certains Hippoboscidae tels que *Lipoptena cervi* (CUENOT et MERCIER, 1922).

Les coupes histologiques transversales effectuées dans le thorax des différentes espèces reconnues inaptes au vol nous ont montré que la régression des muscles alaires était, comme la régression de la taille des ailes, un phénomène éminemment progressif et nuancé.

Il est certain que cette régression est difficile à mettre en évidence lorsqu'elle n'affecte qu'une petite fraction des muscles striés du vol et il est probable que de nombreux cas de régressions musculaires peu marquées n'ont pu être décelés. Cependant, chez les femelles de *T. melanoceros* et *Erioconopa diuturna* (cf. tableau IV et planche 2) la régression de la musculature alaire est suffisamment marquée pour être aisément décelable.

Chez la femelle de *T. melanoceros* les muscles dorsaux-ventraux sont peu régressés mais les muscles longitudinaux ont perdu les deux tiers de leurs fibres. Sur les tourbières bombées où nous avons observé les imagos, les femelles se sont montrées incapables de voler depuis leur éclosion jusqu'au dépôt de leur énorme ponte (plus de 300 oeufs). Leur musculature régressée ne leur permet pas d'arracher à la strate herbacée leur abdomen distendu par les oeufs mûrs. Après la ponte on peut fréquemment observer des femelles en vol, le plus souvent emportées par les vents de septembre.

Chez les femelles d'*Erioconopa diuturna* (*Eriopterinae*) la



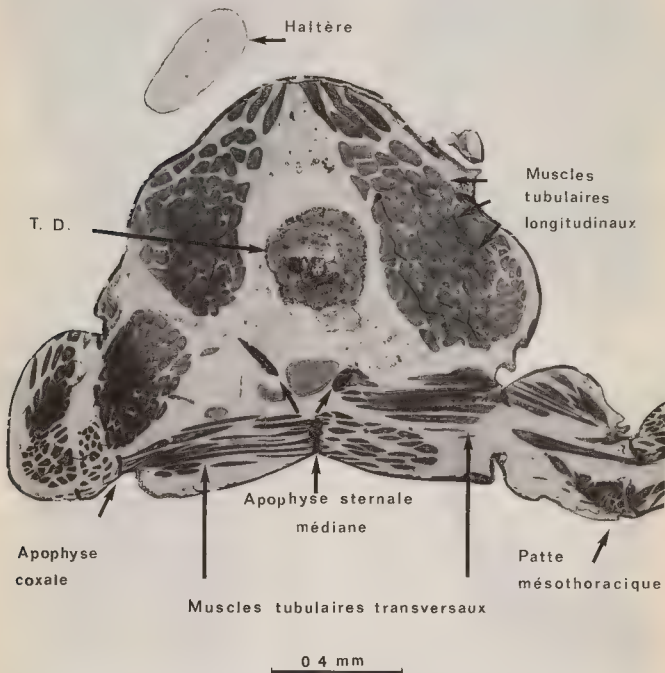
PL. 2 — Coupes histologiques du thorax. 1 - *Eriocopa duturna* ♀ (musculature striée du vol réduite, la cavité thoracique se creuse), 2 - *E. diuturna* ♂ (musculature striée normalement développée), 3 - *Molophilus ater* ♂ (absence complète des muscles); 4 - *Phylidorea heterogina* ♀ (absence des muscles du vol mais présence d'un œuf mûr dans la cavité thoracique). Muscles tubulaires = Mus. tub.; Muscles striés en faisceaux = Mus. striés.

musculature est régressée de façon plus homogène et les muscles longitudinaux sont aussi atteints que les muscles dorsaux-ventraux (cf. planche 2).

Cette espèce est très fréquente en octobre, dans les tourbières bombées du Massif central. Mâles et femelles grimpent le long des Carex et Molinies et s'y accouplent ; capturés, ils essaient de fuir en marchant mais ils ne peuvent qu'agiter leurs ailes et se laisser tomber en voletant. Les mouvements

du vol sont encore possibles mais les déplacements actifs et volontaires, en vol, sont impossibles. Ceci est particulièrement net chez les femelles ; les mâles peuvent voler si le temps est particulièrement clément.

Chez *T. melanoceros* et *Erioconopa diuturna* la régression de la taille des ailes est très faible (cf. tableau III). Nous sommes probablement là en présence des premières manifestations de la perte de l'aptitude au vol.



PL. 3. — Coupe histologique transversale du mésothorax de *Niphadobata arverna*, Brunhes. Noter l'absence totale des muscles en faisceaux et l'occupation de la cavité thoracique par les muscles tubulaires de la marche.

TABLEAU 4

Relations entre la taille relative des ailes  
(rapport aile/abdomen) et l'occupation de la cavité thoracique  
des *Limoniidae* et *Tipulidae* inopètes au vol

| ESPÈCES                      | Rapport<br>aile/<br>abdomen | Occupation de la<br>cavité thoracique |
|------------------------------|-----------------------------|---------------------------------------|
| <i>Erioconopa diuturna</i>   | 1,16                        | Muscles réduits                       |
| <i>Tipula melanoceros</i>    | 1,06                        | M. réduits —<br>oeufs mûrs            |
| <i>Tipula luteipennis</i>    | 1,0                         | Cavité vide —<br>oeufs mûrs           |
| <i>Tipula subnodicornis</i>  | 0,98                        | Cavité vide                           |
| <i>Phylidorea heterogyna</i> | 0,87                        | Cavité vide —<br>oeufs mûrs           |
| <i>Molophilus ater</i>       | 0,71                        | Cavité vide                           |
| <i>Pedicia r. mannhemisi</i> | 0,57                        | Cavité vide                           |
| <i>Tipula pagana</i>         | 0,45                        | Cavité vide                           |
| <i>Tipula gimmerthali</i>    | 0,20                        | Cavité vide —<br>oeufs mûrs           |
| <i>Limnophila platyptera</i> | 0,15                        | Ovaires dans la cavité                |
| <i>Niphadobata arverna</i>   | —                           | Muscles de la marche                  |
| <i>Niphadobata lutescens</i> | —                           | Muscles de la marche                  |

Chez les onze autres espèces, même si les ailes sont de taille subnormale (*T. luteipennis*, *T. subnodicornis*, *Phylidorea heterogyna*) la musculature striée du vol est totalement absente. Chez neuf espèces, car il convient d'écarter les *Niphadobata* chez lesquels les ailes sont absentes, il ne reste pour animer les ailes que les muscles tubulaires latéraux. Ces muscles permettent le maintien des ailes dans l'axe du corps ainsi que leurs déplacements lents mais aucun mouvement rapide ne peut être commandé par ce type de muscle. Les ailes sont donc maintenues ou remises en place sur l'abdomen mais ne peuvent servir au vol.

La disparition des muscles striés du vol laisse une cavité thoracique spectaculairement vide (cf. Planches 2 et 3). Cet espace vide sera fréquemment occupé, mais de façon temporaire, par des oeufs mûrs qui, comprimés dans un abdomen distendu, ont tendance à remonter dans la cavité thoracique. Nous avons observé chez *T. melanoceros*, *T. luteipennis*, *T. gimmerthali* et *Phylidorea heterogyna* de telles remontées d'oeufs mûrs jusque dans le métathorax.

Nous pensons que cette remontée des oeufs dans le thorax ne se produit qu'avant la ponte lorsque la tension est maximale dans l'abdomen. Il est probable que nous aurions pu observer ce phénomène chez d'autres espèces si nous avions pu multiplier les études histologiques de femelles gravides.

L'occupation de la cavité thoracique par les ovaires n'est cependant pas toujours aussi brève. Chez *Phylidorea platyptera* nous avons en effet observé que grâce à une très large communication entre le thorax et l'abdomen de nombreux ovarioles ainsi que des ovocytes à différents stades de développement pouvaient occuper durablement la cavité thoracique.

BYERS (1961-1969) a signalé que chez une femelle de *Chionea* sp. quelques oeufs mûrs pouvaient occuper la cavité thoracique laissée libre par la régression des muscles du vol.

Chez les *Niphadobata* cette remontée des ovaires ou des oeufs mûrs dans le thorax nous semble bien improbable car la cavité thoracique est très largement occupée par un développement considérable des muscles tubulaires de la marche (cf. Planche 3). Ces muscles sont orientés selon deux axes préférentiels : des muscles transversaux qui s'insèrent d'une part sur les apophyses sternales médianes et d'autre part sur les apophyses coxales ou trochantériennes, d'autres muscles verticaux s'insèrent d'une part sur la paroi du méso- et du métanotum et d'autre part sur le tégument de la base des pattes. Un aussi important développement de la musculature des pattes chez des insectes qui se déplacent à « pas comptés » sur la neige laisse à penser que cette profusion de muscles compense la lenteur des réactions biochimiques et le peu d'efficacité de muscles travaillant à des températures voisines de 0°C.

## BIBLIOGRAPHIE

- BITSCH (J.), 1955 — Le Genre *Chionea* (Diptera Tipulidae) Ecologie systématique et morphologie. Trav. Lab. Zool. Sin. Arcue Grimaldi, Dijon, 11, p. 1-26.
- BRUNNS (A.), 1959 — Autobiologische Untersuchungen über die thalassicolen Zwenflügler (Diptera) im Schlieswigholsteiner Bereich der Nord und Ostsee. Archiv. f. Hydrobiol., 55, p. 453-494.
- BRUNHES (J.), 1983 — La perte de l'aptitude au vol chez les *Limoniidae* et les *Tipulidae* de hautes régions du Massif central : note préliminaire. Act. Colloque Gabas (France).
- BRUNHES (J.), — Un *Limoniidae* aptère nouveau du Massif central français *Niphadobata arverna* n. sp. (Diptera Nematocera). Bull. Soc. Ent. France (en cours).
- BYERS (G.W.), 1961. — Biology and classification of *Chionea* (Diptera : Tipulidae). Act. XI Int. Congr. Entomol. Wien 1960. 1, p. 188-191.
- BYERS (G.W.), 1969. — Evolution of wing reduction in crane flies (Diptera : Tipulidae). Evolution, 23, (2), p. 346-354.
- GUENOT (L.) et MERCIER (L.), 1922. — La perte de la faculté du vol chez les Diptères parasites. C.R. Acad. Sci. Paris, 175, p. 433-436.
- DUFOUR (Ch.) et BRUNHES (J.), 1984. — Les *Tipulidae* brachypères de la région paléarctique occidentale avec la description des 9 holoptères de *Tipula* (*Savitschenkia*) *gimmerthali* LACK-SCHWEITZ et *Tipula* (*Platytipula*) *luteipennis* agilis ssp. n. (Diptera, Tipulidae) (sous presse).
- EDLER (H.Y.), 1975 — Muscle structure. In *Insect muscle* (USHER WOOD, ed.). Academic Press, New York.
- EDWARDS (F.W.), 1939. — British short-palped crane flies. Taxonomy of adults. Trans. Soc. Brit. Ent., 3, p. 1-168.
- HACKMAN (W.), 1964. — On reduction and loss of wings in Diptera Noilidae. Entomologica, 44, p. 73-93.
- HEMINGSEN (A.M.), 1956. — Deep-boring ovipository instincts of some crane-fly species (Tipulidae) of the subgenus *Vestiplex* Bezzi and *Oreomyza* Pok. and some associated phenomena. Vidensk. Medd. Dansk. Naturh. Foren., 118, p. 243-315.
- HEMINGSEN (A.M.) et NIELSEN (J.), 1965. — Population differences in wing length as a function of total body length in the boreo-alpine subspecies *Tipula* (*Vestiplex*) *excisa excisa* Schmuel. Vidensk. Medd. Dansk Naturh. Foren., 128, p. 151-168.
- KOANA (I.) et HOTTA (Y.), 1978. — Isolation and characterization of flightless mutants in *Drosophila melanogaster*. J. Embryol. exp. Morph., 45, p. 123-143.
- L'HÉRITIER (P.), NEEFFS (Y.) et TEISSIER (G.), 1937. — Aptérisme des insectes et sélection naturelle. C.R. Acad. Sci. Paris, 203, p. 907-909.

- LINDNER (E.), 1949. — Die Fliegen der Palaearktischen Region. Stuttgart. 1, p. 1-422.
- LINDNER (E.), 1966. — *Pedicia rivosa* L. ♀ im Schwarzwald brachypter (*Pedicia rivosa mansueti*, n. ssp. (*Limoniidae*, *Diptera*). *Stuttgarter Beitr. Z. Naturk.*, 149, p. 1-7.
- MARTINOVSKI (J.) et STARY, 1969. — The discovery of brachypterous females of *Limnophila platyptera* (MACQUART) with notes on the classification of this species. *Acta Ent. Bohemosl.*, 66, p. 381-386.
- MANI (M. S.) et GIDDINGS (L. E.), 1980. — Ecology of highlands. *Monographiae biologicae, The Hague*, 40, p. 1-249.
- MATILE (L.), 1975. — Un nouveau cas de brachyptérisme chez les Diptères Mycetophilidae : la femelle de *Macrocera crozeiensis* Colless. *Bull. Soc. Ent. France*, 80, (1-2), p. 2-6.
- MAY (M. L.), 1981. — Wingstroke frequency of Dragonflies (Odonata : Anisoptera) in relation of temperature and body size. *J. Com. Phys.*, 144, (2), p. 229-240.
- MERCIER (L.), 1920. — Variations dans le nombre des fibres des muscles vibrateurs longitudinaux chez *Chersodromia hirta* Walk. *C. R. Acad. Sci. Paris*, 171, p. 933-936.
- MERCIER (L.), 1924. — L'atrophie des muscles du vol après la chute des ailes chez *Lipoptena cervi* L., *C. R. Acad. Sci. Paris*, 178, p. 591-594.
- MOHRIG (W.), 1967. — Zwei neue brachyptere Arten der Gattung *Apronus* KIEFFER (Diptera, *Lestremiinae*). *Dtsch. Ent. Z.*, 14, p. 453-459.
- MOHRIG (W.), 1969. — Zur Kenntnis flügelreduzierter Dipteren der Bodenstreu. — I. Beitrag. *Wiss. Zeitsch. Univ. Greifswald*, 18, p. 53-59.
- MOHRIG (W.), 1970. — Neue flügelreduzierte Dipteren der Familien *Sciariidae* und *Cecidomyiidae*. *Dtsch. Ent. Z.*, 17, p. 315-336.
- MOHRIG (W.), 1975. — Zur Kenntnis flügelreduzierter Dipteren der Bodenstreu. VII. Beitrag. Gattung *Hesperinus* (Diptera, *Hesperinidae*). *Zool. Anz.*, 194, p. 339-344.
- MOHRIG (W.), 1978. — Zur Kenntnis flügelreduzierter Dipteren der Bodenstreu. IX. Beitrag : Gattungen *Corynoptera*, *Bradysia* und *Platosciara* (Sciariidae). *Zool. Anz.*, 201, p. 424-432.
- MOHRIG (W.), SCHUSTER (R.) et THALER (K.), 1978. — Flügelreduzierte Trauermücken (Fam. *Sciariidae*, *Diptera*) der Bodenstreu aus Österreich *Carinthia II*, 88, p. 393-402.
- PRINGLE (J. W. S.), 1974. — Locomotion, Flight, in : *The physiology of insects*, 2nd ed., 3, (M. ROKSTEIN, ed.), Academic Press, New-York.
- RICHARDS (O. W.), 1954. — Two new wingless species of Diptera, *Sphaeroceridae* from Ethiopia. *J. Linn. Soc. Zool.*, 47, p. 387-391.
- RICHARDS (O. W.), 1957. — On apterous and brachypterous *Sphaeroceridae* from Mt. Elgon in the collection of the Musée Royal du Congo Belge, Tervuren (Diptera). *Rev. Zool. Bot. Afr.*, 55, p. 374-388.
- SAVTSHENKO (E. N.), 1955. — Two new species of crane-flies (Diptera, *Tipulidae*) with brachypterous males. *Entomologicheskoe Obozrenie*, 34, p. 287-297.
- SCHMITZ (H.), 1951. — Myrmekophile und termitophile «Phoriden» (Diptera) von Patrizi und F. meneghetti in Africa gesammelt. *Bull. Inst. Ent. Univ. Bologna*, 18, p. 128-166.
- SEGUY (E.), 1965. — Morphologie du *Listriomastax pitovea* End. (Insecte Diptère *Coclopidae*). *Bull. Mus. Hist. nat.*, 37, p. 139-144.
- ZIMMERMAN (E. C.), 1948. — Insects of Hawaii. I. Introduction, Honolulu, 206 pp.

## MÉTHODE PRATIQUE DE MESURE DE LA DÉRIVE DES MACROINVERTÉBRÉS DANS UN COURS D'EAU APPLICATION À LA DÉTECTION DE PERTURBATIONS DU MILIEU<sup>(1)</sup>

par Michel BOURNAUD, Dominique MAUCET et Guy CHAVANON\*

L.A. CNRS n° 367 — Écologie des Eaux douces  
Université Lyon I — 69622 VILLEURBANNE CEDEX

**MOTS-CLÉS :** dérive, méthodologie, pollution, fonctionnement, communauté

**KEY-WORDS :** drift, methodology, pollution, functioning, community

### RÉSUMÉ

Un protocole d'étude simplifiée de la dérive des macroinvertébrés est mis au point en petite rivière. Les prélèvements sont effectués à l'aide de deux filets de type Surber mis en place sur une période de deux fois deux heures encadrant le coucher de soleil : l'échantillon ainsi récolté est représentatif de la dérive de 24 heures.

Des paramètres sont alors évalués : densités de dérive des organismes aquatiques, des Insectes émergents et de dérive des particules inertes, diversités faunistiques de l'échantillon.

L'application de ce protocole sur un cours d'eau de la région lyonnaise aboutit à la mise en évidence d'une évolution de ces paramètres en présence de perturbations polluantes de type organique : diminution des diversités, augmentation des densités de dérive des émergents et de dérive inerte, augmentation ou diminution de la densité de dérive aquatique.

Cette méthodologie fournit une panoplie de paramètres très sensibles descripteurs du fonctionnement de l'écosystème lotique, exprimant bien la dynamique des structures internes des peuplements.

La dérive est l'entraînement vers l'aval des organismes aquatiques vivants. Ce mouvement est d'autant plus intense que l'activité des organismes est grande, augmentant ainsi les risques d'entraînement par le courant. Cette activité varie entre le jour et la nuit et induit ainsi un rythme nyctéméral de la dérive (BOURNAUD et THIBAUT, 1973).

Activité et dérive sont par ailleurs modulées par de nombreux facteurs naturels (cycles biologiques, photopériode, teneur en oxygène, température, vitesse du courant) ou par des perturbations plus ou moins artificielles telles que les modifications chimiques de l'eau et les variations de débit (CHAVANON, 1979 ; PEGAZ-MAUCET, 1980). Plusieurs

### SUMMARY

*A practical method for measuring the macroinvertebrate drift in a stream. Application to the detection of environmental perturbations*

*A simplified method for studying the macroinvertebrate drift has been perfected for use in a stream. Samples are taken by means of Surber nets which are placed 2 hours before sunset and taken up 2 hours after sunset; the samples thus obtained are representative of a 24-hour drift.*

*Parameters are then selected : drift density of aquatic organism and emerging insects, drift density of inert particles, and faunistic diversities of the sample*

*The use of this procedure in a stream near Lyon (France) has shown the evolution of these parameters according to perturbation due to organic pollution : the diversities decrease, drift densities for emerging fauna and inert organic particles increase, aquatic drift density may increase or decrease*

*This method provides a wide range of very sensitive parameters which describe the function of the lotic ecosystem and convey the dynamics of the internal structures of biotic communities*

auteurs, tels que COUTANT (1964), DECAMPS et ELLIOT (1972), BRÜSVEN et McPHEE (1974), WALLACE et HYNES (1975), CROWTHER et HYNES (1977), DEJOUX et ELOUARD (1977), MUIRHEAD-THOMSON (1978), DEJOUX (1977, 1978), ont noté une augmentation importante de la dérive, voire une dérive catastrophique dans le cas de déversements de substances chimiques. De même BESCH (1966), LARIMORE (1974) et CHAVANON (1979) ont mis en évidence le même phénomène dans le cas d'une pollution d'origine organique. L'idée d'utiliser la dérive comme révélateur pour mettre en évidence les perturbations subies par les peuplements des rivières est reprise chez LARIMORE (1974) qui évalue déjà la qualité des eaux par les variations qualitatives et quantitatives de la dérive.

Nous avons voulu étudier ce phénomène en comparant la dérive au niveau de diverses stations avec ou sans pollution.

(1) Travail effectué avec le soutien du Ministère de l'Environnement — Comité eau — Convention de Recherche n° 75-64.

\* L.A. CNRS n° 367 — Écologie des Eaux douces — Université Lyon I — 69622 VILLEURBANNE CEDEX



Une difficulté pratique vient de ce qu'un prélèvement représentatif de la dérive d'une station doit porter sur un relevé de 24 heures, du fait de l'existence d'un rythme nyctéméral. Comme cela est beaucoup trop coûteux en temps de prélèvement et de traitement des relevés, nous avons mis au point une méthodologie simplifiée, en se fixant deux impératifs : fournir un échantillon significatif de la dérive de 24 heures et être suffisamment simple et rapide pour permettre l'étude simultanée d'un profil longitudinal sur un cours d'eau subissant une perturbation.

## 1 — MÉTHODE DE PRÉLÈVEMENTS ET EXPRESSION DES RESULTATS

### 1.1. Les contraintes et leur prise en compte

#### 1.1.1. Moment et durée de l'échantillonnage

La dérive diurne est essentiellement de type accidentel, c'est à dire que tous les organismes y participent à la suite d'un décrochement aléatoire. Au contraire la dérive nocturne est de type comportemental : son intensité est nettement plus forte, surtout en début de nuit, du fait de la prédominance des taxons à rythme de type *bigeminus*, à activité maximale juste après la tombée de la nuit. La période la plus propice pour recueillir un échantillon représentatif de ces deux types de dérive se situe donc dans les heures qui encadrent la tombée de la nuit. Pour des raisons de commodité pratique, nous avons retenu la période de quatre heures contenant les deux dernières heures du jour et les deux premières de la nuit.

Des essais ont montré qu'un échantillon ainsi constitué présente une similitude satisfaisante avec le prélèvement portant sur la totalité des 24 heures. En effet, les principaux taxons dominants sont représentés dans l'échantillon de quatre heures et se placent dans le même ordre d'abondance. En outre les taxons absents dans l'échantillon peuvent être considérés comme accidentels car représentés par 1, 2 ou 3 individus dans le prélèvement de 24 heures. Cette légère perte d'informations est largement compensée par le temps gagné en traitant un échantillon six fois plus petit : à effort de traitement égal, on peut alors comparer six stations différentes.

#### 1.1.2. Traitement de l'échantillon

Nous avons recherché le meilleur rendement de traitement pour l'échantillon ainsi recueilli. Nous avons décrit par ailleurs (CHAVANON et BOURNAUD, 1980) une méthode de sous-échantillonnage destinée à faciliter le tri des prélèvements de dérive. La détermination des macroinvertébrés sera minimale, de niveau comparable à celui atteint pour divers indices biotiques (notamment l'Indice de Qualité Biologique Globale — I.Q.B.G.), afin de permettre une large utilisation de la méthode, en particulier pour les non spécialistes. Enfin, il a été montré (BOURNAUD et KECK, 1980 ; BOURNAUD *et al.*, 1980) que les évaluations semi-quantitatives en classes logarithmiques d'abondance suffisaient pour rendre compte des structures des peuplements, permettant même le calcul de paramètres quantitatifs comme les indices de diversité. L'ensemble de ces résultats rend possible l'élaboration d'un protocole de traitement de l'échantillon relativement simple et rapide.

### 1.2. Protocole d'étude simplifiée de la dérive (fig. 1)

Ce protocole s'applique à l'étude d'une station en petite rivière.

#### 1.2.1. Les prélèvements

##### 1.2.1.1. Matériel — Mesure du volume d'eau filtrée

● 2 filets épuisettes en tissu nylon, identiques aux filets de Surber (vide de maille 0,5 mm, profondeur 60 cm, ouverture 25 × 20 cm) ;

● 4 piquets de fixation (2 par filet), inoxydables, d'au moins 1 mètre de longueur, le long desquels peuvent coulisser les filets. Des vis de blocage permettent de fixer la position des filets à la hauteur voulue ;

● 1 moulinet pour la mesure de la vitesse du courant  $v$  (cm/s) au centre du rectangle d'entrée des filets. Cette mesure est effectuée au moment du retrait du filet, soit dans son état de colmatage maximal. On en tire le volume  $V$  d'eau filtrée en  $m^3$  :

$$V = 0,25 \times 0,20 \times v = 0,05 v$$

Ce matériel est classique. Il est décrit notamment dans l'étude technique d'ELLIOTT (1970)

##### 1.2.1.2. Disposition des filets dans le cours d'eau

Il est préférable de placer les filets entièrement sous la surface de l'eau. On se prive ainsi d'une petite partie de la dérive de surface (insectes émergents en particulier), mais on limite le colmatage par les débris flottants. Si la profondeur le permet, il faut éviter aussi de faire toucher les filets au fond, où des organismes qui se déplacent sur le fond risquent d'être capturés.

On place donc les deux filets dans un même plan transversal du cours d'eau là où le courant est le plus rapide à la fois dans la station et sur le transect, à peu près à mi-hauteur entre fond et surface.

##### 1.2.1.3. Horaire et durée

Les deux filets sont installés pendant les deux heures qui précèdent la tombée de la nuit. Ils sont vidés et remplacés aussitôt, puis relevés définitivement après les deux premières heures de la nuit.

En cas de colmatage ou de prélèvements trop importants, il convient de scinder les deux heures en plusieurs périodes plus courtes. Cela a l'inconvénient d'alourdir les manipulations. Si la taille des prélèvements le permet on peut même se contenter de deux prélèvements de plus courte durée, encadrant toujours la tombée de la nuit. Il convient d'effectuer des essais préalables pour fixer ces modalités.

#### 1.2.2. Dépouillement et traitement des prélèvements

##### 1.2.2.1. Dépouillement du prélèvement

L'intégralité du contenu de chaque filet doit être vidée dans un récipient rempli d'eau formolée, après lavage sur tamis de vide de maille 0,5 mm.

Les organismes sont séparés des débris inertes (macrodébris organiques), puis identifiés et dénombrés (voir § 1.2.2.2. et 1.2.2.3.).

Le volume des macro-débris organiques dérivants est mesuré (en  $cm^3$ ), à l'état frais, par immersion dans une éprouvette graduée, après égouttage sur papier filtre. Cette densité de dérive inerte est rapportée au volume d'eau filtrée, donc mesurée en  $cm^3/100 m^3$  d'eau filtrée. Elle mesure les matières et débris en suspension ; elle est donc influencée notamment par l'état de crue.

##### 1.2.2.2. Identification des macroinvertébrés (TACHET *et al.*, 1980)

Les macroinvertébrés sont identifiés au genre sauf pour les groupes taxonomiques suivants :

— Trichoptères *Limnephilidae* : tribu

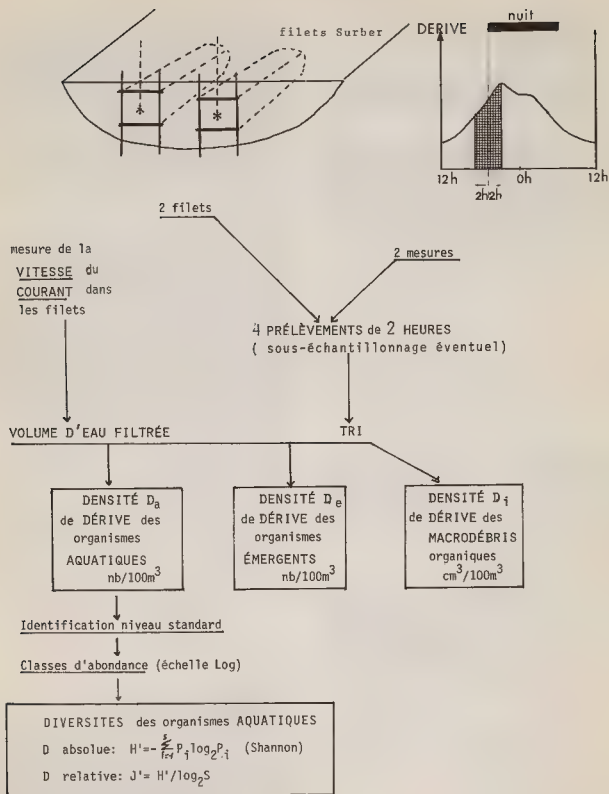


FIG. 1. — Protocole d'étude simplifié de la dérive

nb : nombre d'individus

 $P_i$  : abondance relative du taxon  $i$  $S$  : nombre total de taxons dans la station

— Oligochètes, Mollusques, Diptères, Trichoptères *Lepoceridae* et *Sericostomatidae* : famille

— Hydracariens, Lépidoptères : ordre

— Nématodes : classe

On précisera s'il s'agit de stades aquatiques (larves, nymphes ou imagos) ou d'émergents (nymphes et imagos). On éliminera les organismes purement terrestres, tombés dans l'eau.

### 1.2.2.3. Estimation semi-quantitative

L'abondance de chaque taxon (au niveau de détermination spécifié au § 1.2.2.2.) est exprimée normalement en nombre d'individus récoltés par filet demeuré deux heures en place. En cas de durée de prélèvement plus courte (§ 1.2.1.3.) ou de sous-échantillonnage des prélèvements (§ 1.1.2., CHAVANON et BOURNAUD, 1980), il convient de se rapporter à cette norme, afin que tous les résultats soient comparables.

En pratique, les effectifs sont exprimés en classes logarithmiques d'abondance, de base 2, comme suit :

| Classe | Effectifs extrêmes  | Centre de classe $n_i$<br>(moyenne géométrique des extrêmes) |
|--------|---------------------|--------------------------------------------------------------|
| 1      | 1                   | 1                                                            |
| 2      | 2/3                 | 2,45                                                         |
| 3      | 4/7                 | 5,29                                                         |
| 4      | 8/15                | 10,95                                                        |
| n      | $2^{n-1} / 2^n - 1$ | $\sqrt{2^{n-1} (2^n - 1)}$                                   |

Les valeurs centrales de classes donnent une estimation des effectifs absolus à partir des classes d'abondance, ce qui permet d'évaluer tous les paramètres quantitatifs de dérive (§ 1.2.2.4.). Avec un peu d'habitude, les classes d'abondance peuvent être estimées par examen du prélèvement, sans dénombrement des individus, surtout lorsque ces derniers sont nombreux. Il est en effet facile d'évaluer des effectifs variant du simple au double.

### 1.2.2.4. Évaluation des paramètres de la dérive

#### a) Densité de dérive des organismes vivants

La densité de dérive représente le nombre total d'organismes dérivant dans 100 m<sup>3</sup> d'eau filtrée. Cette valeur est obtenue en faisant le rapport entre le nombre total d'organismes dénombrés (ou son estimation en faisant la somme des valeurs centrales de classe de chacun des taxons) sur le volume total d'eau filtrée par les deux filets pendant les quatre heures de relevés. Elle s'exprime en nombre d'individus par 100 m<sup>3</sup> d'eau (N/100 m<sup>3</sup>).

On différencie :

— la densité de dérive des organismes **aquatiques** :

$$D_a = N_a / 100 \text{ m}^3$$

— la densité de dérive des **Insectes émergents** (nymphes ou imagos) :  $D_e = N_e / 100 \text{ m}^3$

#### b) Densité de dérive inerte

$$D_i \text{ (en cm}^3 / 100 \text{ m}^3 \text{)} : \text{cf } \S 1.2.2.1.$$

#### c) Diversités

La diversité informatique (formule de SHANNON et WEAVER) est un paramètre classique de structure de peuplement (BOURNAUD et KECK, 1980), intégrant la ri-

chesse taxonomique et les abondances relatives des taxons.

La **richesse taxonomique** S prise en compte est le nombre total de taxons récoltés dans la stations, identifiés de façon standard (§ 1.2.2.2.). Nous avons montré précédemment la possibilité d'utilisation de niveaux d'identification hétérogènes pour l'évaluation d'une richesse taxonomique standard et le calcul d'un indice de diversité taxonomique (et non spécifique) standard (BOURNAUD *et al.*, 1983).

L'abondance relative  $P_i$  d'un taxon  $i$  est le rapport de l'effectif  $n_i$  (ou son estimation par le centre de classe : § 1.2.2.3.) sur l'effectif total  $N_a$  d'organismes aquatiques capturés dans la station soit :

$$P_i = \frac{n_i}{N_a}$$

On en tire les diversités absolues  $H'$  et relative  $J'$  (fig. 1).

### 1.3. Interprétation

Il est prématuré, voire illusoire, de donner des limites absolues pour les paramètres de la dérive en fonction de la qualité des eaux. Ces paramètres varient en effet beaucoup suivant les types de rivière, et, dans une même station, ils évoluent suivant la saison. Il convient plutôt d'observer, comme d'ailleurs pour les indices biologiques en général, le devenir de ces paramètres le long d'un cours d'eau subissant des perturbations. Une pollution organique, responsable d'une baisse de richesse taxonomique, d'une prolifération d'espèces consommatrices de matières organiques (Chironomides, Oligochètes), d'une émergence massive d'imagos de Diptères, provoquera une **augmentation des densités de dérive** aquatique, émergente et inerte, et une **baisse de la diversité** relative. Cependant on ne peut généraliser l'augmentation de la dérive aquatique à tous les cas de pollution : GIUDICELLI *et al.* (1981) montrent en particulier que la dérive aquatique peut diminuer au niveau de certaines stations polluées. Par contre ces auteurs confirment l'augmentation de dérive des émergents et la baisse des diversités en secteur pollué.

Il s'en suit que les paramètres retenus constituent des descripteurs globaux du fonctionnement des communautés d'invertébrés. Il convient de les interpréter comme tels : leurs variations dans le temps ou l'espace traduisent des variations de fonctionnement imputables à des changements de milieu ou des perturbations de tous ordres, liées en particulier aux cycles naturels.

## 2 — APPLICATION À UN COURS D'EAU DE LA RÉGION LYONNAISE

### 2.1. Évolution longitudinale des paramètres de la dérive

#### 2.1.1. Modalités de l'étude

Douze stations sont échelonnées sur les 18 km d'un petit cours d'eau des Monts du Lyonnais (département du Rhône), le Mornant. Ces stations encadrent notamment une pollution organique importante due à une usine de charcuterie industrielle (entre les stations 4 et 5) et trois autres pollutions plus légères (station 1, entre les stations 7 et 8, puis 10 et 11) (fig. 2). Des mesures de DBO<sub>5</sub> (fig. 3a) caractérisent ces apports de matières organiques. L'altitude varie de 615 m (sources) à 160 m (confluence). Le débit est de l'ordre de 0,06 m<sup>3</sup>/s jusqu'à la station 5, puis passe de 0,21 à 0,31 m<sup>3</sup>/s avec réception de deux petits affluents. Les douze stations ne pouvant être visitées simultanément le même jour, les relevés ont été effectués en deux campagnes successives de six stations, respectivement les 15 et 16 mars 1976. Aucune modifi-

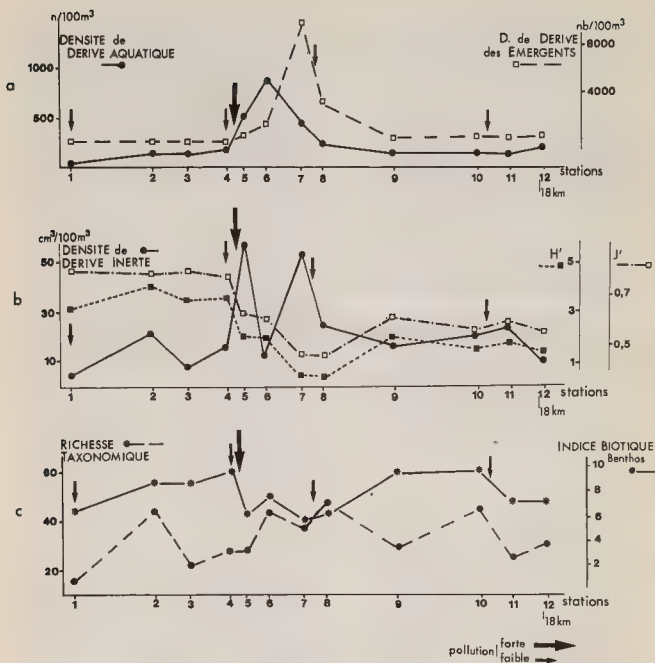


FIG. 2 — Profils longitudinaux des paramètres de dérive dans un cours d'eau de la région lyonnaise, le Mornantet  
 $n/100 m^3$  : nombre d'individus dans  $100 m^3$  d'eau filtrée

$H'$  : diversité taxonomique absolue (formule de SHANNON)

$J'$  : diversité taxonomique relative

a — densité de dérive aquatique  $D_A$  et des émergents  $D_E$

b — densité de dérive morte  $D_I$  - Diversité informatique absolue  $H'$  et relative  $J'$

c — richesse taxonomique  $S$ , Indice biotique  $IB$  évalué de peuplement benthique

cation notable (météorologie, débit, etc...) n'est apparue susceptible de modifier la dérive entre ces deux campagnes. Chaque station a été inventoriée suivant le protocole décrit au § 1.

## 2.1.2. Résultats (fig. 2)

La densité de dérive aquatique ( $D_a$ , fig. 2a) reste à une valeur assez constante de 100 à 150 individus/100 m<sup>3</sup> dans toutes les stations non perturbées. Par contre, elle est plus faible (station 1 = 40/100 m<sup>3</sup>) ou beaucoup plus forte (jusqu'à 800/100 m<sup>3</sup> dans la station 6) dans les stations perturbées. Ce phénomène se retrouve dans la densité de dérive des émergents ( $D_e$ , fig. 2a) avec un décalage vers l'aval, le maximum se situant à la station 7 (près de 1 000 individus/m<sup>3</sup>). Un foyer de prolifération de Diptères consommateurs des matières organiques arrivant en amont de la station 5 est responsable de ces pics de dérive. Il s'agit en particulier de Chironomides (*Chironomus*, Tanytarsiens, et surtout *Orthocladiinae*) et de *Simulium* (tabl. 1). Cela constitue un foyer d'émergence au niveau de la station 5, où les nymphes constituent 75 % des émergents. L'augmentation de la densité de dérive des émergents et la proportion croissante des imago (83 % à la station 7) laissent supposer une «exportation» des émergents vers l'aval sur une distance de plusieurs kilomètres (2 km entre les stations 5 et 7).

La densité de dérive inerte ( $D_i$ , fig. 2b) s'accroît fortement dans les stations 5 et 7 (plus de 55 cm<sup>3</sup>/100 m<sup>3</sup>). Cette augmentation est due aux rejets de matières organiques en suspension en amont de la station 5 et partiellement aux exuvies provenant des émergents à la station 7. Les lambeaux de peuplements de bactéries filamenteuses (*Sphaerotilus*) participent aussi à ce phénomène. La dérive aléatoire de macro-débris (brindilles, feuilles) explique les variations, de moindre amplitude, observées dans les autres stations.

Les diversités  $H'$  et  $J'$  (fig. 2b) enregistrent une altération des structures de peuplement à partir de la station 5 et jusqu'à la station 9. Une nouvelle dégradation apparaît à la station 12.

On remarquera enfin la plus grande indépendance de la richesse taxonomique  $S$  (fig. 2c) par rapport aux sources de pollution. Le nombre de taxons dérivants est en effet toujours important. Cela explique que l'indice biotique évalué sur le peuplement dérivant est ici toujours maximal quelle que soit l'intensité de la pollution. Au contraire, les paramètres de densité et surtout de diversité de la dérive évoluent de façon remarquablement synchronisée avec l'indice biotique évalué sur des prélèvements de benthos en place (Fig. 2c).

L'échantillonnage de la dérive suivant cette méthode simplifiée paraît donc suffisant pour mettre en évidence des changements dans le milieu. La dérive homogénéise la richesse taxonomique en diffusant les taxons vers l'aval, si bien que, qualitativement, les taxons peuvent dériver à peu près indépendamment de la pollution. Par contre, les perturbations polluantes agissent très fortement sur les quantités de dérive.

Il faut souligner ici l'importance de l'information fournie avant toute investigation faunistique par des densités globales de dérive (la faunistique permet ensuite l'évaluation des diversités et richesses). De façon assez inhabituelle, cet aspect quantitatif est ici plus facile à extraire, du fait de sa globalité, que le qualitatif qui demande l'identification des taxons.

## 2.2. Structure des peuplements dérivants

Nous avons voulu tester le choix des paramètres retenus dans cette méthode simplifiée en approfondissant l'étude de la structure des peuplements dérivants. Pour cela les déterminations ont été poussées plus avant pour certains groupes

(Coléoptères, Trichoptères, Ephéméroptères) (Tabl. 1). Nous avons ensuite recherché et hiérarchisé les ressemblances faunistiques entre les 12 stations et les ressemblances de répartition entre les taxons. Une analyse des correspondances effectuée sur la matrice des données avec effectifs en classe d'abondance/aléisme ci travail en fournissant notamment pour les stations une série de fonctions faunistiques d'importance hiérarchisée ( $F_1$ ,  $F_2$ ,  $F_3$ ...) dans lesquelles se reflètent tous les changements de structure des peuplements. Ces fonctions prennent en compte l'ensemble des caractéristiques qualitatives et quantitatives des peuplements (ESTÉVE, 1978). La figure 3 montre l'évolution des deux premières de ces fonctions  $F_1$  et  $F_2$  d'amont en aval du cours d'eau.

L'interprétation de ces fonctions faunistiques apparaît à l'évidence. Les variations de  $F_1$  (fig. 3a) décrivent remarquablement les vicissitudes du peuplement vis-à-vis des perturbations polluantes et constituent un véritable indice biotique structural. Il en résulte que les variations les plus importantes des peuplements dérivants (par définition représentés par  $F_1$ ) sont bien corrélées à la pollution organique subie par les stations. Cela démontre la pertinence du phénomène dérive pour enregistrer et décrire les effets des pollutions de ce type. Le même résultat a été obtenu sur un cours d'eau du Vercors (département de l'Isère) (PEGAZ-MAUCET, 1980). Les variations de  $F_2$  (fig. 3b) correspondent à un gradient faunistique amont-aval jusqu'à la station 10, les stations 11 et 12 apparaissant comme moyennes et d'ailleurs peu significatives dans cette ordination (contributions absolues : respectivement 0,3 et 0,2 %). Il s'ensuit que les variations spatiales de succession amont-aval passent au second plan par rapport aux effets de la pollution.

En ce qui concerne la faune, des fonctions similaires, spatiales celles là, caractérisent la position relative des taxons. C'est ainsi que sur  $F_1$  les taxons seront disposés depuis ceux dérivant de préférence dans les stations perturbées jusqu'à ceux dérivant plutôt dans des stations non perturbées, soit suivant un gradient d'affinité et de sensibilité à la pollution. Sur  $F_2$ , ils sont disposés d'après leur répartition amont aval, suivant un gradient de succession le long du cours d'eau. La réécriture du tableau de données en disposant les stations et les taxons dans l'ordre défini par  $F_1$ , suivant des modalités définies par CHESSEL *et al.* (1982), permet de visualiser et approfondir la structure des peuplements vis-à-vis d'un gradient de pollution (tabl. 1).

On observe alors les stations disposées dans un ordre de pollution décroissante. Pratiquement deux types de peuplements dérivants apparaissent nettement : ceux des stations perturbées (I) et ceux des stations peu ou pas perturbées (II). Entre les deux se place la station source 1, particulière à la fois par son type écologique différent et à cause d'une pollution par les rejets d'une ferme. Son peuplement est par suite très pauvre. Pour ces raisons, elle a été positionnée en station supplémentaire par rapport aux autres.

Les taxons se disposent de façon très symétrique. Aux deux extrémités du tableau figurent les taxons dérivant uniquement en milieu perturbé (groupe 1) ou en milieu non perturbé (groupe 5). Leur amplitude d'habitat est faible : elle recouvre soit les stations perturbées seules, soit les stations non perturbées seules. Le pôle des groupes 1 et 2 correspond à des consommateurs de matière organique, principalement des Diptères (Tanytarsiens, *Chironomus*, *Psychoda*). Le pôle des groupes 4 et 5 contient des taxons habitant les eaux fraîches, claires, à fond caillouteux, tels que *Protonemura*, *Ecdyonurus*, *Prosimulium*, *Rhyacophilidae* et *Glossosomatidae*. Au centre (groupe 3), se tiennent les taxons ubiquistes dérivant pratiquement dans toutes les stations, à amplitude d'habitat très grande. Sur les marges de ce sous-tableau (groupe 3), commence à se dessiner un gradient d'abondance, dans le sens des habitats non perturbés vers les habitats perturbés du côté du groupe 2, dans le sens inverse du côté du groupe 4. Ces

groupes 2 et 4 sont constitués de taxons dont l'abondance décroît ou croît le long du gradient et dont l'amplitude d'habitat est intermédiaire

Une présentation plus synthétique et précise de cet ensemble est donnée sur la figure 4. En effet la réécriture des données de base (Tabl. 1) ne permet pas, pour des raisons de présentation, de disposer les colonnes-stations et les lignes-taxons à leur niveau réel le long de l'échelle  $F_1$ , interprétée comme un gradient de pollution. On peut le faire sur un graphique (fig. 4) Toutefois certaines stations étant très proches (c'est-à-dire comportant des peuplements dérivants très semblables), comme les stations 3, 9 et 11 d'une part, 2 et 10 d'autre part, elles ont été regroupées au niveau de la moyenne de leurs positions sur l'axe  $F_1$ . En ce qui concerne

les taxons, un tel regroupement a été effectué systématiquement au niveau d'intervalles réguliers, d'amplitude 0,1, sur  $F_1$ . Les abondances de tous les taxons contenus dans chaque intervalle sont sommées et figurées sur le graphique, en classe logarithmique comme défini plus haut (§ 1.2.2.3.). Dans le cas du regroupement de 2 ou 3 stations, c'est la moyenne de ces classe d'abondance pour les 2 ou 3 stations qui est figurée.

On met ainsi en évidence l'amplitude faunistique des stations le long du gradient, mesurant la diversification faunistique de la dérive en fonction de la pollution. C'est le symétrique de l'amplitude d'habitat des taxons le long de ce même gradient. Cette amplitude peut être mesurée par la variance  $v$  de la position des taxons de la station sur  $F_1$  (fig. 4), ou variance conditionnelle de  $F_1$  pour la station (CHESSEL *et*

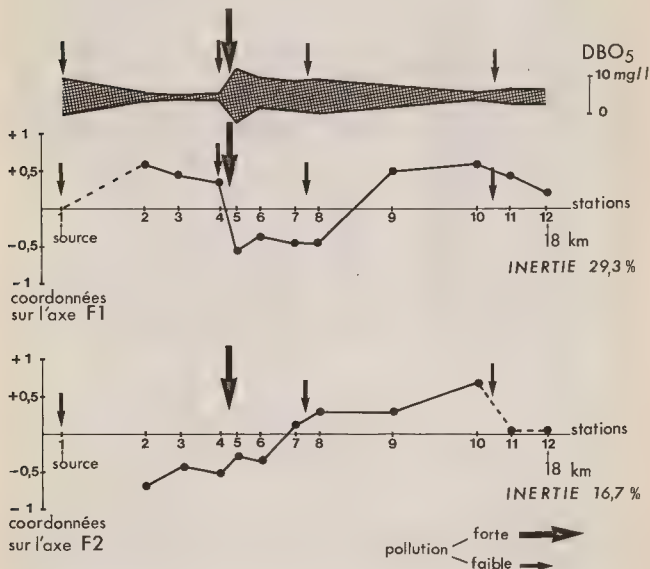


FIG 3 Evolution des fonctions faunistiques  $F_1$  et  $F_2$  le long du cours d'eau étudié, d'après une analyse factorielle des correspondances basée sur les peuplements dérivants

Les flèches figurent les emplacements des apports polluants

al, 1982). Nous avons figuré un intervalle de  $\pm 2 \sqrt{V}$ . Le centre de gravité faunistique (ou barycentre) de cette distribution d'abondance au niveau de chaque station figure la position faunistique de la station le long de l'axe  $F_1$ .

On visualise alors mieux les distances et les différences faunistiques entre les stations. L'originalité de la station 5 (la

plus polluée) est soulignée ainsi que celle des stations 6, 7 et 8, moyennement perturbées. On observe ainsi une contamination de stations 4 et 12, matérialisée par la présence de Diptères surtout Chronomides. A l'opposé les stations regroupées 3-9-11 puis 2-10 se distinguent par la présence des taxons d'eau non perturbée (groupe 5).

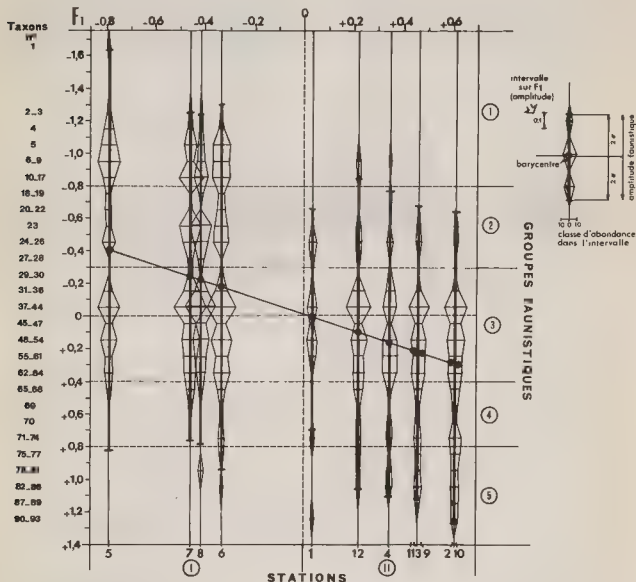


FIG. 4 — Barycentre et amplitude faunistique des stations du cours d'eau étudié le long d'un gradient de pollution organique matérialisé par l'axe  $F_1$  d'une analyse des correspondances.

Les segments horizontaux figurent l'abondance totale des taxons présents dans l'intervalle considéré de l'échelle  $F_1$ . Cette abondance est en échelle logarithmique (cf § 1.2.2.3). Les taxons concernés (représ par un numéro) sont donnés sur le tableau 1.

L'amplitude faunistique autour du barycentre est figurée par un segment vertical. On a reporté de part et d'autre du barycentre 2 fois l'écart-type des coordonnées des taxons sur  $F_1$ .

I : groupe des stations perturbées

II : groupe des stations peu ou pas perturbées

I à V : groupe faunistique de taxons suivant leur position le long du gradient (cf. Tableau 1)

1. l'amplitude d'habitat (non figurée explicitement, mais très visible en considérant l'étendue horizontale des taxons) décroît symétriquement des extrêmes du gradient vers le centre.

TABLEAU 1

Abondances des taxons récoltés en dérive dans les stations du cours d'eau étudié.  
L'ordre des stations et des taxons est fourni par l'axe F<sub>1</sub> d'une analyse des correspondances,  
interprété comme un gradient de pollution organique.

I — groupe des stations perturbées

II — groupe des stations peu ou pas perturbées

1 à 5 — groupes faunistiques de taxons suivant leur position le long du gradient de pollution (cf. fig. 4).

| n° | Taxons                         | Stations | de moins en moins perturbée |   |      |      |      |    |   |      |   |   | groupes |    |
|----|--------------------------------|----------|-----------------------------|---|------|------|------|----|---|------|---|---|---------|----|
|    |                                |          | 3                           | 7 | 8    | 6    | 1    | 12 | 4 | 11   | 3 | 9 | 2       | 10 |
| 1  | HEX. Curvica                   | 2        |                             |   |      |      |      |    |   |      |   |   |         |    |
| 2  | HOLL. Hyacin                   | 1        |                             |   |      | 1    |      |    |   |      |   |   |         |    |
| 3  | HEX. Piaz. minutissimus        | 1        |                             |   |      | 1    |      |    |   |      |   |   |         |    |
| 4  | EPHE. Cloaca dufrenoyi         | n        | 38                          |   | 6    | 3    | 4    |    |   |      |   |   |         |    |
| 5  | DIPT. Chironomus               | n        | 148                         |   | 90   | 4    | 212  |    |   |      |   |   |         |    |
| 6  | DIPT. Chironomus               | 1        | 1044                        |   | 9    | 10   | 217  |    |   | 2    |   |   |         |    |
| 7  | DIPT. Chironomus               | 1        | 6                           |   | 9    |      | 24   |    |   |      |   |   |         |    |
| 8  | COLL. Hydrogonia nigropuncta   | 1        | 1                           |   |      |      |      |    |   |      |   |   |         |    |
| 9  | DIPT. Daphnia                  | 1        | 217                         |   |      |      |      |    |   | 3    |   |   |         |    |
| 10 | DIPT. Tanypterus               | n        |                             |   | 51   | 15   | 2    |    |   |      |   |   |         |    |
| 11 | DIPT. Daphnia                  | 1        |                             |   |      |      |      |    |   |      |   |   |         |    |
| 12 | COLL. Colymbetes fuscus        | 1        |                             |   |      |      |      |    |   |      |   |   |         |    |
| 13 | DIPT. Tanypterus               | 1        |                             |   |      |      |      |    |   |      |   |   |         |    |
| 14 | DIPT. Daphnia                  | n        | 28                          |   | 13   | 2    | 12   |    |   | 3    |   |   |         |    |
| 15 | COLL. Deroceras montana        | 1        |                             |   |      |      |      |    |   |      |   |   |         |    |
| 16 | DIPT. Tanypterus               | n        | 27                          |   | 1066 | 75   | 446  |    |   |      |   |   |         |    |
| 17 | DIPT. Tanypterus               | 1        |                             |   |      |      |      |    |   |      |   |   |         |    |
| 18 | HEX. Hémiptère                 | 1        | 5                           |   | 1    | 5    | 5    |    |   | 1    |   |   |         |    |
| 19 | COLL. Dytiscidae Indermidae    | 1        |                             |   |      |      |      |    |   |      |   |   |         |    |
| 20 | DIPT. Anopheles                | 1        |                             |   |      |      |      |    |   |      |   |   |         |    |
| 21 | TRIC. Dacnusa pennsylvanica    | 1        |                             |   |      |      |      |    |   |      |   |   |         |    |
| 22 | ACHE. Hydrogonia               | 1        | 34                          |   | 2    |      |      |    |   | 1    |   |   |         |    |
| 23 | DIPT. Simulium                 | n        | 2                           |   | 3027 | 640  | 66   |    |   |      |   |   |         |    |
| 24 | EPHE. Siphonurus               | 1        | 37                          |   | 264  | 139  | 122  |    |   | 2    |   |   |         |    |
| 25 | DIPT. Tanypterus               | 1        | 78                          |   | 45   | 39   | 35   |    |   | 3    |   |   |         |    |
| 26 | EPHE. Cloaca dufrenoyi         | 10       |                             |   | 138  | 35   | 33   |    |   | 1    |   |   |         |    |
| 27 | COLL. Anisotoma aquaticus      | 1        |                             |   | 1    | 9    |      |    |   |      |   |   |         |    |
| 28 | DIPT. Tanypterus               | 1        |                             |   | 5    | 3    |      |    |   | 1    |   |   |         |    |
| 29 | COLL. Chironomus tuberculatus  | 1        |                             |   |      |      |      |    |   | 2    |   |   |         |    |
| 30 | DIPT. Dufrenoyi                | 1        |                             |   |      |      |      |    |   |      |   |   |         |    |
| 31 | EPHE. Anisotoma meridionalis   | 1        |                             |   | 1    | 17   |      |    |   | 40   |   |   |         |    |
| 32 | ACHE. Dytiscidae               | 1        |                             |   |      |      |      |    |   |      |   |   |         |    |
| 33 | COLL. Eolus parvifolius        | 1        |                             |   |      |      |      |    |   |      |   |   |         |    |
| 34 | DIPT. Tanypterus               | 1        | 3                           |   | 88   | 37   | 12   |    |   | 2    |   |   |         |    |
| 35 | HEX. Anisotoma                 | 1        |                             |   |      |      |      |    |   |      |   |   |         |    |
| 36 | COLL. Oligoneurus indistinctus | 1        | 11                          |   | 19   | 14   | 38   |    |   | 3    |   |   |         |    |
| 37 | COLL. Dytiscidae               | 1        |                             |   |      |      |      |    |   |      |   |   |         |    |
| 38 | COLL. Dytiscidae               | 1        | 7                           |   | 314  | 45   | 1129 |    |   | 276  |   |   |         |    |
| 39 | EPHE. Cloaca dufrenoyi         | 1        |                             |   |      |      |      |    |   |      |   |   |         |    |
| 40 | EPHE. Cloaca dufrenoyi         | 1        | 1                           |   | 18   | 2    | 5    |    |   | 3    |   |   |         |    |
| 41 | DIPT. Tanypterus               | 1        | 431                         |   | 16   | 284  | 736  |    |   | 211  |   |   |         |    |
| 42 | DIPT. Tanypterus               | n        | 144                         |   | 9282 | 2610 | 7816 |    |   | 1380 |   |   |         |    |
| 43 | DIPT. Tanypterus               | 1        | 48                          |   | 408  | 712  | 96   |    |   | 75   |   |   |         |    |
| 44 | DIPT. Tanypterus               | n        |                             |   |      |      |      |    |   |      |   |   |         |    |
| 45 | EPHE. Cloaca dufrenoyi         | 1        | 2                           |   | 105  | 16   | 17   |    |   | 12   |   |   |         |    |
| 46 | COLL. Dytiscidae               | 1        |                             |   |      |      |      |    |   |      |   |   |         |    |
| 47 | TRIC. Dytiscidae               | 1        | 3                           |   | 1    | 6    | 2    |    |   | 2    |   |   |         |    |
| 48 | COLL. Dytiscidae               | 1        | 2                           |   | 45   | 24   | 19   |    |   | 2    |   |   |         |    |
| 49 | TRIC. Dytiscidae               | 1        | 12                          |   | 64   | 50   | 23   |    |   | 1    |   |   |         |    |
| 50 | EPHE. Cloaca dufrenoyi         | 1        | 6                           |   | 5    | 8    | 88   |    |   | 4    |   |   |         |    |
| 51 | EPHE. Cloaca dufrenoyi         | 1        | 2                           |   | 60   | 2    | 50   |    |   | 1    |   |   |         |    |
| 52 | COLL. Dytiscidae               | 1        |                             |   |      |      |      |    |   | 17   |   |   |         |    |
| 53 | EPHE. Cloaca dufrenoyi         | 1        | 186                         |   | 182  | 80   | 419  |    |   | 2    |   |   |         |    |
| 54 | EPHE. Cloaca dufrenoyi         | 1        | 3                           |   | 9    | 3    | 3    |    |   | 2    |   |   |         |    |
| 55 | COLL. Dytiscidae               | 1        |                             |   |      |      |      |    |   |      |   |   |         |    |
| 56 | HEX. Dytiscidae                | 1        |                             |   |      |      |      |    |   |      |   |   |         |    |
| 57 | HEX. Dytiscidae                | 1        |                             |   |      |      |      |    |   |      |   |   |         |    |
| 58 | TRIC. Dytiscidae               | 1        |                             |   |      |      |      |    |   |      |   |   |         |    |
| 59 | TRIC. Dytiscidae               | 1        |                             |   |      |      |      |    |   |      |   |   |         |    |
| 60 | TRIC. Dytiscidae               | 1        |                             |   |      |      |      |    |   |      |   |   |         |    |
| 61 | TRIC. Dytiscidae               | 1        |                             |   |      |      |      |    |   |      |   |   |         |    |
| 62 | TRIC. Dytiscidae               | 1        |                             |   |      |      |      |    |   |      |   |   |         |    |
| 63 | EPHE. Cloaca dufrenoyi         | 1        |                             |   |      |      |      |    |   |      |   |   |         |    |
| 64 | EPHE. Cloaca dufrenoyi         | 1        |                             |   |      |      |      |    |   |      |   |   |         |    |
| 65 | TRIC. Dytiscidae               | 1        |                             |   |      |      |      |    |   |      |   |   |         |    |
| 66 | DIPT. Tanypterus               | 1        |                             |   |      |      |      |    |   |      |   |   |         |    |
| 67 | EPHE. Cloaca dufrenoyi         | 1        |                             |   |      |      |      |    |   |      |   |   |         |    |
| 68 | EPHE. Cloaca dufrenoyi         | 1        |                             |   |      |      |      |    |   |      |   |   |         |    |
| 69 | HEX. Dytiscidae                | 1        |                             |   |      |      |      |    |   |      |   |   |         |    |
| 70 | COLL. Dytiscidae               | 1        |                             |   |      |      |      |    |   |      |   |   |         |    |
| 71 | DIPT. Tanypterus               | 1        |                             |   |      |      |      |    |   |      |   |   |         |    |
| 72 | DIPT. Tanypterus               | 1        |                             |   |      |      |      |    |   |      |   |   |         |    |
| 73 | TRIC. Dytiscidae               | 1        |                             |   |      |      |      |    |   |      |   |   |         |    |
| 74 | DIPT. Tanypterus               | 1        |                             |   |      |      |      |    |   |      |   |   |         |    |
| 75 | HEX. Dytiscidae                | 1        |                             |   |      |      |      |    |   |      |   |   |         |    |
| 76 | COLL. Dytiscidae               | 1        |                             |   |      |      |      |    |   |      |   |   |         |    |
| 77 | TRIC. Dytiscidae               | 1        |                             |   |      |      |      |    |   |      |   |   |         |    |
| 78 | COLL. Dytiscidae               | 1        |                             |   |      |      |      |    |   |      |   |   |         |    |
| 79 | TRIC. Dytiscidae               | 1        |                             |   |      |      |      |    |   |      |   |   |         |    |
| 80 | TRIC. Dytiscidae               | 1        |                             |   |      |      |      |    |   |      |   |   |         |    |
| 81 | COLL. Dytiscidae               | 1        |                             |   |      |      |      |    |   |      |   |   |         |    |
| 82 | TRIC. Dytiscidae               | 1        |                             |   |      |      |      |    |   |      |   |   |         |    |
| 83 | COLL. Dytiscidae               | 1        |                             |   |      |      |      |    |   |      |   |   |         |    |
| 84 | DIPT. Tanypterus               | 1        |                             |   |      |      |      |    |   |      |   |   |         |    |
| 85 | TRIC. Dytiscidae               | 1        |                             |   |      |      |      |    |   |      |   |   |         |    |
| 86 | TRIC. Dytiscidae               | 1        |                             |   |      |      |      |    |   |      |   |   |         |    |
| 87 | TRIC. Dytiscidae               | 1        |                             |   |      |      |      |    |   |      |   |   |         |    |
| 88 | COLL. Dytiscidae               | 1        |                             |   |      |      |      |    |   |      |   |   |         |    |
| 89 | TRIC. Dytiscidae               | 1        |                             |   |      |      |      |    |   |      |   |   |         |    |
| 90 | COLL. Dytiscidae               | 1        |                             |   |      |      |      |    |   |      |   |   |         |    |
| 91 | COLL. Dytiscidae               | 1        |                             |   |      |      |      |    |   |      |   |   |         |    |
| 92 | COLL. Dytiscidae               | 1        |                             |   |      |      |      |    |   |      |   |   |         |    |
| 93 | COLL. Dytiscidae               | 1        |                             |   |      |      |      |    |   |      |   |   |         |    |

groupe de stations

II

Il est important de souligner que l'amplitude faunistique varie peu le long du gradient de pollution et y demeure constamment grande ; les stations polluées voient toujours dériver un grand nombre de taxons amenés des stations amont moins perturbées. A l'inverse la dérive des stations non perturbées contient toujours de nombreux taxons polluo-résistants, ubiquistes ou consommateurs de matières organiques, provenant de faciès particuliers de ces stations ou amenés de stations polluées amont. Cet effet de dérive joue un rôle de dispersion constante de la faune et tend à homogénéiser la répartition. Cependant ce phénomène ne masque en rien les variations de structures suscitées par les pollutions organiques, déjà mises en évidence dans les peuplements dérivants (BOURNAUD *et al.*, 1983). Ces variations de structure sont des indicatrices de pollution bien meilleures que des taxons pris isolément. On constate également que la méthodologie simplifiée de prélèvement décrite plus haut est suffisante pour mettre en évidence la dynamique de ces structures.

Enfin on constate que les paramètres choisis plus haut comme descripteurs de la dérive (densités et diversités) sont des descripteurs relativement pertinents des modifications de structures des peuplements vis-à-vis d'une pollution organique. Ils sont acceptables pour un traitement à moindre coût des données. Il est toutefois évident qu'une compréhension de la dynamique des peuplements passe par la réécriture des données le long d'un axe gradient quand celui-ci existe.

### 3 — APPLICATION PRATIQUE DISCUSSION

Du point de vue purement pratique, l'ensemble des opérations décrites correspond à un effort de saisie et traitement des données légèrement inférieur à celui nécessaire pour l'établissement d'un indice biologique basé sur les invertébrés benthiques (VERNEAUX et TUFFERY, 1967) : quatre prélèvements par station au lieu de six, de taille en général inférieure et un peu moins long à trier. Par contre l'opération de terrain est plus lourde, car elle nécessite la présence simultanée de plusieurs équipes (une équipe pour deux stations) travaillant partiellement de nuit (5 à 6 heures de présence sur le terrain) alors que les prélèvements benthiques peuvent être réalisés dans le temps et effectués à la rigueur par une seule personne.

Nous avons appliqué cette méthodologie en simultanéité avec l'étude du benthos en place à chaque saison pendant deux années, dans un cours d'eau du Vercors (PEGAZ-MAUCET, 1980) ; GIUDICELLI *et al.* (1981) l'ont également appliquée à plusieurs cours d'eau méditerranéens. Ces études confirment d'une part la valeur de l'échantillonnage, d'autre part le sens d'évolution des paramètres de dérive vis-à-vis des perturbations polluantes : diminution de la diversité, augmentation de la densité de dérive des émergents et de dérive inerte, augmentation ou diminution de la densité de dérive aquatique. De plus, les effets des perturbations sont sensibles plus loin en aval que pour le benthos en place. Ceci peut être un avantage en permettant la détection de perturbation agissant plusieurs kilomètres en amont, ou un inconvénient si on tient à ne considérer que le niveau stationnel (mais on ignore alors les relations inter-stations). Cette méthodologie ne peut pour l'instant aboutir à un indice biologique basé sur la dérive ; elle fournit plutôt une panoplie de paramètres descripteurs du fonctionnement de l'écosystème lotique, très sensibles, qui doivent être discutés et interprétés par l'hydrobiologiste. On a vu que ces paramètres expriment bien la dynamique des structures internes des peuplements. Seule une typologie des structures des peuplements dérivants, basée sur de nombreux cours d'eau, pourrait aboutir à une certaine codification des valeurs prises par

les paramètres de dérive. Pour l'instant, l'étude de leurs variations, calée sur des stations témoins non perturbées, est déjà très féconde. De plus, il serait dangereux de vouloir réduire la dérive à un rôle d'indicateur de pollution. Ce phénomène complexe est très sensible à toutes sortes de facteurs agissant dans l'écosystème lotique.

Il est important de souligner que la dérive prend en compte, au moins qualitativement, la totalité de la faune amont, quelle que soit son accessibilité au Surber. Les prélèvements de dérive présentent par conséquent un caractère de représentativité bien supérieur à ceux du benthos en place pour lesquels le choix des points de prélèvement est déterminant.

Enfin, l'établissement d'un indice biologique sur le peuplement dérivant pourrait alors constituer l'approche d'une évaluation de l'indice potentiel de la station. En effet, en cas d'amélioration de la qualité de l'eau, le milieu sera toujours susceptible d'être recolonisé par les organismes que l'on ne rencontre actuellement qu'en dérive.

### BIBLIOGRAPHIE

- BESCH (W.), 1966. — Driftnetmethode und biologische Flusswasseruntersuchung. *Verh. int. Verein. theor. angew. Limnol.*, 16, 669-678.
- BOURNAUD (M.), CHAVANON (G.), 1977. — Dérive et qualité des eaux. Univ. Lyon I, Ministère de l'Environnement, rapport ronéo., 22 p.
- BOURNAUD (M.), KECK (G.), 1980. — Diversité spécifique et structure des peuplements de macroinvertébrés benthiques au long d'un cours d'eau : le Furan (Ain). *Acta Oecol. Oecol. gener.*, 1, 131-150.
- BOURNAUD (M.), KECK (G.), RICHOUX (P.), 1980. — Les prélèvements de macroinvertébrés benthiques en tant que révélateurs de la physionomie d'une rivière. *Annls. Limnol.*, 16, 55-75.
- BOURNAUD (M.), MAUCET (D.), CHAVANON (G.), 1983. — Structure des peuplements de macroinvertébrés benthiques en place et en dérive. *Acta Oecol. Oecol. gener.*, 4 (1), 43-58.
- BOURNAUD (M.), THIBAUT (M.), 1973. — La dérive des organismes dans les eaux courantes. *Annls. Hydrobiol.*, 4 (1), 11-49.
- BRUSVEN (M.), MCPHEE (C.), 1974. — An evaluation of Squoxin on insect drift. *Trans. amer. Fish. Soc.*, 103, 362-365.
- CHAVANON (G.), 1979. — La dérive des invertébrés dans les eaux courantes : méthode de récolte, relations avec le benthos et effets de quelques perturbations polluantes. Thèse spécialité, Lyon I, 182 p.
- CHAVANON (G.), BOURNAUD (M.), 1980. — Une méthode simple de sous-échantillonnage pour les prélèvements de macroinvertébrés dérivants. *Schweiz. Z. Hydrol.*, 42 (2), 322-330.
- CHESSER (D.), LEBRETON (J.D.), PRODON (R.), 1982. — Mesures symétriques d'amplitude d'habitat et de diversité intra-échantillon dans un tableau espèces - relevés : cas d'un gradient simple. *C.R. Acad. Sci., Sér. III*, 295, 83-88.
- CLOUD (T.J.), STEWART (K.W.), 1974. — The drift of mayflies (Ephemeroptera) in the Brazos river, Texas. *J. Kansas Ent. Soc.*, 47, (3), 379-396.
- COUTANT (C.C.), 1964. — Insecticide Sevin : effect of aerial spraying on drift of stream insects. *Science*, 146, 420-421.
- COWELL (B.C.), CAREW (W.C.), 1976. — Seasonal and diel periodicity in the drift of aquatic insects in a subtropical Florida stream. *Freshwat. Biol.*, 6, 581-594.
- CROWTHER (R.A.), HYNES (H.B.N.), 1977. — The effect of road deicing salt on the drift of stream benthos. *Environ. Pollut.*, 14, 113-126.

- DECAMPS (H.), ELLIOTT (J.M.), 1972. — Influence de la mesure chimique du débit sur les invertébrés d'un ruisseau de montagne. *Annls. Limnol.*, 8 (2), 217-222.
- DEJOUX (C.), 1977. — Action de l'abate sur les invertébrés aquatiques. IV — Devenir des organismes dérivants à la suite des traitements. O.R.S.T.O.M. Labo. Hydrobiol. Bouaké, rapport n° 5, 12 p.
- DEJOUX (C.), 1978. — Action de l'abate sur les invertébrés aquatiques. V — Effets des premiers traitements de la Maraoué O.R.S.T.O.M. Labo. Hydrobiol. Bouaké, rapport n° 9, 8 p.
- DEJOUX (C.), ELOUARD (J.M.), 1977. — Action de l'abate sur les invertébrés aquatiques. Cinétique de décrochement à court et moyen terme. *Cah. O.R.S.T.O.M., Sér. Hydrobiol.*, 11 (3), 217-230.
- DESCY (J.P.), 1976. — Étude quantitative du peuplement alga. benthique en vue de l'établissement d'une méthodologie d'estimation biologique de la qualité des eaux courantes. Application au cours belge de la Meuse et de la Sambre. Recherche et Technique au service de l'Environnement, C.E.B.E.D.O.C., Liège, 159-206.
- ELLIOTT (J.M.), 1967. — Invertebrate drift in a Dartmoor stream. *Arch. Hydrobiol.*, 63, 202-237.
- ELLIOTT (J.M.), 1970. — Methods of sampling invertebrate drift in running water. *Annls. Limnol.*, 6, 133-159.
- EMPAIN (A.), 1977. — Relations quantitatives entre les populations de bryophytes aquatiques et la pollution des eaux courantes. Définition d'un indice de qualité des eaux. *Hydrobiol.*, 60 (1), 49-74.
- ESTÈVE (J.), 1978. — Les méthodes d'ordination : éléments pour une discussion. In *Biométrie et Écologie* 1, Soc. fr. Biom., 223-250.
- GIUDICELLI (J.), LEGIER (P.), MUSSO (J.J.), PREVOT (C.), 1981. — Impact des pollutions organiques sur deux cours d'eau de la région méditerranéenne. Ronéo., Univ. Aix-Marseille III, 99 p.
- HYNES (H.B.N.), 1960. — *The biology of polluted waters* Liverpool Univ. Press Ed., 202 p.
- KOLKWITZ (R.), MARSSON (M.), 1908. — Ökologie der Pflanzsichen Saprobien. *Ber. deutsch. Bot. Ges.*, 26, 505-519.
- KOLKWITZ (R.), MARSSON (M.), 1909. — Ökologie der tierischen Saprobien. *Ent. Rev. Ges. Hydrograph.*, 2, 826-852.
- LARIMORE (R.N.), 1974. — Stream drift as an indication of water quality. *Trans. amer. Fish. Soc.*, 103, 507-517.
- MUIRHEAD-THOMSON (R.C.), 1978. — Lethal and behavioral impact of Chlorpyrifos methyl and temephos on select stream macroinvertebrates : experimental studies on downstream drift. *Arch. Environ. Contam. Toxicol.*, 7, 139-147.
- PEGAZ-MAUCET (D.), 1980. — Impact d'une perturbation d'origine organique sur la dérive des macro-invertébrés d'un cours d'eau. Comparaison avec le benthos. Thèse spécialité, Univ. Lyon I, 130 p.
- RICHARDOT (M.), 1982. — Recherches écologiques et biologiques sur les Éphéméroptères d'un ruisseau temporaire de la région lyonnaise. D.E.S., Univ. Lyon I, 119 p.
- TACHET (H.), BOURNAUD (M.), RICHOUX (P.), 1980. — Introduction à l'étude de macroinvertébrés des eaux douces. Ass. fr. Limnol., Univ. Lyon I, 155 p.
- TANAKA (H.), 1960. — On the daily change of the drifting of benthic animals in stream, especially on the types of daily change observed in taxonomic groups of insects. *Bull. Freshwat. Fish Res. Lab. Tokyo.*, 9, 13-24.
- THIBAUT (M.), 1970. — Le déplacement vers l'aval des invertébrés benthiques dans les cours d'eau à salmonides. *Plaisir Pêche*, 135, 13-16.
- VERNEAUX (J.), TUFFERY (G.), 1967. — Une méthode zoologique pratique de détermination de la qualité biologique des eaux courantes. *Annls. Scient. Univ. Besançon*, 3 (3), 79-80.
- WALLACE (R.R.), HYNES (H.B.N.), 1975. — The catastrophic drift of stream insects after treatments with methoxychlor (1, 1, 1-Trichloro 2, 2 bis Cp. Methoxyphenyl Ethane). *Environ. Pollut.*, 8, 255-268.
- WATERS (T.F.), 1962. — Diurnal periodicity in the drift of streams invertebrates. *Ecology*, 43 (2), 316-320.
- WOODJWISS (F.S.), 1964. — The biological system of stream classification used by the Trent River Board. *Chem. Ind.* 443-447.



## ANALYSES D'OUVRAGES

GUELORGET, O. et PERTHUISOT, J. P., 1983. — Le domaine paraliq. Expressions géologiques, biologiques et économiques du confinement. Travaux du laboratoire de Géologie de l'E.N.S., 16, 136 p

Ce travail est le fruit de la collaboration d'un écologiste et d'un géologue. Il expose les résultats de leurs recherches et de leurs réflexions sur le «domaine paraliq», c'est-à-dire l'ensemble des milieux aquatiques dont la salinité n'est ni celle de l'eau douce (inférieure à 0,5 g/l) ni celle de l'eau de mer, voisine de 35 g/l. Ces milieux sont habituellement désignés sous les termes de saumâtres et de sursalés suivant les cas

Les auteurs s'appuient sur leur étude personnelle approfondie d'un grand nombre de ces milieux, très variés ; la plupart sont situés sur le pourtour de la Méditerranée mais d'autres en sont fort éloignés, comme les mangroves de Guadeloupe.

L'apport essentiel de leurs réflexions est que la zonation biologique de ces milieux, qu'ils se sont efforcés de définir de façon claire et précise, ne correspond pas aux courbes isohalines. Donc, au contraire de ce que l'on pensait jusqu'ici, ce n'est pas la salinité qui influence principalement leur flore et leur faune. Nombre d'espèces se trouvent à la fois dans des milieux sous-salés ou sursalés ; certaines sont propres à tous ces milieux mais ne se trouvent jamais dans la mer.

Pour expliquer ces phénomènes, les auteurs font appel à la notion de confinement par rapport à la mer : plus les apports d'eau marine sont faibles, et rares, plus on s'écarte de la faune et de la flore marine typique et plus on voit apparaître les espèces proprement paraliq, quel que soit par ailleurs le gradient de salinité. Ils émettent l'hypothèse que l'eau de mer contient des oligoéléments ou des vitamines rapidement absorbés par les organismes vivants dans les milieux confinés et qui seraient indispensables à ceux qui sont pleinement marins, alors que ceux qui sont strictement paraliq pourraient s'en passer ou même les éviter parce que toxiques pour eux

Honnêtement, les auteurs ne cachent pas que ce n'est qu'une hypothèse qu'ils n'ont pas les moyens de vérifier, une telle démarche étant du domaine de l'écophysiologie et de la biochimie.

Très bien présenté, muni d'illustrations abondantes et soignées, cet ouvrage fera réfléchir tous les biologistes qui s'intéressent de près aux milieux paraliq et sera pour les autres une source d'information documentée, claire et moderne.

Ph. DREUX

Loutfy BOULOS. — Medicinal plants of North Africa. Un volume relié, 296 p. Reference Publications, Inc. (218 St Clair River Drive, BOX 344, Algonac, Michigan 48001), 1983. (N° 3 de la série «Medicinal Plants of the World»). 39,95 US \$.

L'intérêt de cet ouvrage est de fournir pour les 5 pays au Nord du Sahara (Maroc, Algérie, Tunisie, Libye, Egypte) des informations vérifiées sur les usages médicaux des plantes, tels qu'ils résultent des connaissances traditionnelles encore accessibles pour un chercheur polyglotte de la qualité de L. BOULOS. Il s'agit là, comme chacun sait, de connaissances qui ont tendance à disparaître rapidement avec la mémoire des anciens. Pour remplir cette mission, L. BOULOS, éminent botaniste égyptien, a collecté pendant 4 ans une importante documentation complétée par des enquêtes sur le terrain, notamment dans les souks où l'on peut se procurer des données de première main et les produits de base des médications locales. L'ouvrage présente 369 espèces de plantes vasculaires, classées dans l'ordre alphabétique des 97 familles auxquelles elles sont rattachées. Les espèces retenues sont spontanées, naturalisées ou cultivées dans tout ou partie de l'aire considérée. Pour chaque espèce, le nom scientifique est donné, ainsi que des synonymes si cela est justifié, en conformité avec les changements les plus récents de la nomenclature. L. BOULOS est un expert en la matière puisqu'il est membre du conseil scientifique du programme MED CHEKLIST (catalogue de la flore méditerranéenne) en cours de réalisation sous l'égide d'OPTIMA (organisation phytotaxonomique pour la flore méditerranéenne). Les noms vernaculaires sont donnés en Arabe, Berbère, Anglais et Français chaque fois qu'ils sont disponibles. Une iconographie de 103 planches (dues à Madgy EL-GOHARY) représente fidèlement 107 espèces. Pour chaque espèce ; les usages pharmaceutiques, médicaux et/ou vétérinaires sont indiqués, en référence aux parties concernées (fleurs, feuilles, racines, etc.) et aux sources de l'information (bibliographie ou enquêtes). De nombreux index complètent utilement l'ouvrage, y est inclus un index mettant en relation «maladies» et «plantes». En conclusion : un ouvrage utile et très bien présenté, qui faisait totalement défaut dans le champ scientifique et appliqué considéré, et qui intéressera sûrement tous les écologues et botanistes de terrain.

G. LONG

«Gibier, Faune sauvage». — Revue trimestrielle publiée par l'Office National de la Chasse. n°1, 1984.

### Sommaire

Régime alimentaire du Tetra Lyre (*Lyrrus tetrax* L.) dans le vallon de la Cerveyrete (Hautes Alpes) par Anane BERNARD LAURENT ..... p. 5-25

Contribution à la connaissance de l'écologie de la Genette (*Genetta genetta* L.) dans quelques départements du Sud de la France par J.M. CUGNASSE et C. RIOLS .... p. 25-57

Mesure de l'importance des Lombriciens dans le régime alimentaire de leurs prédateurs et en particulier de la Bécasse (*Scolopax rusticola* L.) par M. B. BOUCHÉ, L. FAYOLLE et

|                                                                                                                                                                                            |            |
|--------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|------------|
| Ph. PICARD .....                                                                                                                                                                           | p. 57-73   |
| L'espace chez le Sanglier ( <i>Sus scrofa scrofa</i> L.) : occupation et mode d'utilisation journalier par G. JANEAU et F. SPITZ .....                                                     | p. 73-91   |
| Détermination du métabolisme énergétique des Poussins de Perdrix grise ( <i>Perdix perdix</i> ) par la méthode à l'eau doublement marquée par F. REITZ, L.A. BUSCARLET et J.M. PINET ..... | p. 91-109  |
| Analyses d'ouvrages .....                                                                                                                                                                  | p. 109-114 |

Ce nouveau périodique scientifique édité par l'O.N.C. remplace le Bulletin spécial technique qu'il publiait jusqu'ici. Cette publication a l'ambition de se placer à un niveau international, ouvrant ses colonnes aux chercheurs préoccupés par l'étude des animaux-gibiers mais aussi de toute espèce sauvage associée, de leurs milieux et conditions de vie.

La Revue se limite volontairement à la publication des travaux intéressant la faune des zones tempérées de l'hémisphère nord.

Le Comité de rédaction est ainsi constitué : J. BLANCOU (Nancy), J. BLONDEL (Montpellier), A. BROSSET (Brunoy), S.A. DE COMBRUGGHE (Groenendael - Hoeilaart), P. DUNCAN (Arles), C.D. MAC INNES (Maple), P. MEILE (Wassen), P. PESSON (Paris), F. ROUX (Paris), J.C. RUWET (Liège), F. SPITZ (Toulouse).

Conditions d'abonnement : Prix en France 190 F. Etranger 220 F. — Agent Comptable O.N.C. - C.C.P. 9061-92 X Paris — Rédacteur en chef : 85 bis Av. de Wagram - Paris 75017.

**Pollinisation et productions végétales.** — Ouvrage collectif dirigé par P. PESSON et J. LOUVEAUX, 663 pages, et 16 planches photos hors texte. Éditions de l'Institut National de la Recherche Agronomique, paru en 1984. Prix 350 F.

Dans la présentation de l'ouvrage P. PESSON rappelle que : «cet ouvrage est né du désir, bien compréhensible chez un ancien professeur de zoologie et d'écologie animale à l'Institut National Agronomique, de rassembler à l'intention des ingénieurs agronomes les données scientifiques les plus récentes sur les insectes pollinisateurs et les applications qu'on en a pu tirer, en rapport avec un problème d'intérêt agronomique primordial : la pollinisation des plantes cultivées».

Mais cet ouvrage ne sera pas seulement utile à l'agronome. Il intéressera aussi les botanistes, les zoologistes et les écologistes en raison de la quantité considérable de données qu'il apporte sur les divers aspects de la biologie florale et de la pollinisation. Pour montrer l'intérêt de l'ouvrage nous allons en présenter les divers thèmes.

La première partie (pages 3 à 139) a pour titre : la sexualité des plantes et la pollinisation : problèmes fondamentaux. On y traite tout d'abord de la biologie florale, dans un véritable cours de botanique parfaitement à jour qui comprend : l'évolution des processus sexuels chez les végétaux et le passage à l'angiosperme ; la morphologie et la physiologie de la fleur et de l'inflorescence ; la fleur dans ses rapports avec la pollinisation (rôle des nectaires, des organes émetteurs d'odeurs ou osmophores, des stigmates, l'auto et l'allogamie) ; le passage de l'ovule à la graine avec une description des phénomènes cytologiques et physiologiques de la fécondation et une étude de l'incompatibilité, obstacle physiologique à la fécondation qui rend obligatoire la fécondation croisée ; le déterminisme du sexe floral et la stérilité mâle. Les agents vecteurs de pollen sont également étudiés dans cette première partie : le vent,

l'eau (on mentionne le très curieux pollen des *Zostera*), et surtout les animaux dont le rôle est analysé dans un article très détaillé de 43 pages.

La deuxième partie (pages 143 à 258) est consacrée aux végétaux pollinisés par le vent. Ces végétaux sont cultivés pour leurs graines (céréales en particulier), pour leurs fruits (Vigne, Châtaignier, Caféier, etc) ou bien ce sont des essences forestières (Chêne, Hêtre, Douglas) dont on veut obtenir les graines pour assurer la régénération des peuplements par semis.

La troisième partie (pages 261 à 524), la plus importante, traite des productions végétales liées à la pollinisation par les insectes. On y trouve successivement des chapitres consacrés aux plantes à graines (légumineuses, oléagineux), aux plantes à fruits (arbres fruitiers de la famille des Rosacées, figuier, cultures tropicales comme l'ananas, les agrumes), aux plantes à épices (comme le groffier, le poivrier, le piment), aux plantes potagères (Solanacées, Cucurbitacées), aux cultures sous serre avec les problèmes particuliers qu'elles posent pour la pollinisation.

Chaque espèce végétale mentionnée dans la deuxième et la troisième partie fait l'objet d'une véritable monographie, parfois très détaillée (14 pages pour le Hêtre, 15 pages pour le Figuiier), avec la description complète de la fleur, abondamment illustrée, de sa biologie (floraison, fécondation, production de nectar, etc.), de la pollinisation et des agents qui l'assurent (avec des listes d'insectes et une étude de leur biologie) ; des statistiques de production sont fournies ; les problèmes particuliers posés par chaque espèce sont discutés soigneusement à la lumière des connaissances les plus récentes en physiologie et en génétique.

Enfin la quatrième partie est consacrée aux insectes pollinisateurs. Un chapitre important est réservé à l'abeille (50 pages) ; les autres insectes pollinisateurs comme les bourdons et divers insectes mellifères sont également traités (53 pages).

Ce livre, parfaitement présenté, très clairement rédigé, avec une illustration abondante (240 figures et de nombreuses photos dont beaucoup en couleur) est une mise au point très intéressante que tous les naturalistes liront avec plaisir et profit en raison de l'abondante information, souvent peu connue, qu'il renferme. Sur un sujet à la fois capital en agronomie et passionnant sur le plan de la botanique fondamentale les divers auteurs qui ont contribué à la rédaction de ce livre ont bien rempli le but qui était annoncé dans la présentation.

R. DAJOZ

P.P. GRASSÉ. — *Termitologie*. Tome II : *Fondation des sociétés ; construction*. Un volume relié, 624 pages, et 452 figures. Masson éditeur, 1984.

Ce volume est le deuxième d'une série consacrée à l'étude des termites. Le troisième volume devrait paraître fin 1984 et le premier, dont nous avons rendu compte dans cette revue est paru en 1982. On retrouve dans ce deuxième volume les qualités qui avaient été signalées à l'occasion de la parution du premier volume : unité de présentation due à l'existence d'un seul auteur, connaissance de la (quasi) totalité de la littérature consacrée à ce sujet, et en même temps apport personnel considérable et analyse constamment critique des travaux cités.

Les sujets traités dans ce volume sont les suivants

Le polymorphisme de termites conduit à la différenciation des individus de la société en plusieurs castes, avec en particu-

lier la présence de soldats qui font l'originalité des termites ce qui les distingue radicalement des autres insectes sociaux (les ouvriers se retrouvent chez les Hyménoptères). Ceci conduit à une étude détaillée des soldats, de leur origine, de leur comportement, de leur polymorphisme. L'existence du polythisme c'est-à-dire de la spécialisation à l'intérieur d'une caste est discutée. La physogastrie extraordinaire de la reine avec les nombreuses modifications morphologiques et anatomiques qu'elle entraîne fait l'objet d'un chapitre spécial.

Le deuxième sujet traité concerne la fondation de nouvelles sociétés et ses modalités.

Un chapitre est consacré à la longévité, aussi bien au niveau des individus que des termitières ; des données sont fournies aussi sur l'abondance des populations des termitières. Certaines termitières géantes peuvent certainement dépasser une durée de un siècle. Chez *Bellicositermes subhyalinus* rex une termitière géante peut atteindre 30 mètres de diamètre à la base, 3,5 mètres de hauteur au-dessus du sol et 2 mètres en dessous pour la partie hypogée, ce qui représente un volume de 273 m<sup>3</sup> de terre «travaillée» par les termites. Des longévités de 30 à 80 ans ont été démontrées pour les termitières d'autres espèces.

Un autre thème est celui de la construction et de l'architecture des nids, qui occupe 400 pages. Les termites ont des aptitudes à construire très variées ; certains se contentent de creuser le bois, d'autres établissent des termitières géantes. Après avoir décrit les techniques et les outils des «constructeurs», l'auteur décrit les nids dans les diverses familles, la part la plus importante étant accordée aux *Termitidae* qui sont les plus évolués et les plus diversifiés. Toutes ces constructions, décrites avec précision dans leur architecture et dans leur mode d'élaboration, sont abondamment illustrées de photos et de schémas. Ceci montre à quel point le comportement des termites est varié, tout en atteignant «le summum de la complexité dans l'automatisme». Ces études sur l'architecture et les talents de constructeurs des termites posent une infinité de questions, dont beaucoup ne sont pas résolues. On rappellera seulement ici la théorie de la stigmergie, émise en 1959 et destinée à expliquer comment sont coordonnées les tâches individuelles, même lorsque l'insecte doit faire face à une situation tout à fait nouvelle comme la fondation d'une société.

Les deux derniers chapitres sont consacrés l'un aux termites inquilins qui utilisent les constructions d'autres espèces, l'autre au microclimat si particulier des termitières, milieu presque toujours clos.

En conclusion cet ouvrage consacré à un groupe d'animaux hors du commun sera consulté utilement non seulement par les entomologistes, mais aussi par ceux qui s'intéressent au comportement, par les spécialistes de la biologie tropicale, et aussi par les naturalistes qui y trouveront discutés de nombreux sujets de biologie générale.

R. DAJOZ

R. GORENFLOT. — *Biologie végétale. Plantes supérieures. Tome 2 : Appareil reproducteur*. Un volume X + 240 pages, nombreuses figures. Collection «ABREGES». Masson éditeur, 1984.

Le premier tome de cet ouvrage traitait de l'appareil végétatif de plantes supérieures ou Cormophytes (c'est-à-dire l'ensemble des Bryophytes, Pteridophytes et Phanérogames). Ce deuxième tome est consacré à l'étude de l'appareil reproducteur et de la reproduction chez les mêmes végétaux. Après avoir rappelé ce qui caractérise l'opposition entre les Thallophytes et les Cormophytes, l'auteur développe les notions de sporophyte et de gamétophyte ; puis viennent trois impor-

tants chapitres consacrés à l'organisation de la fleur des Angiospermes, au développement et à la nature de cette fleur, enfin aux inflorescences. Deux autres chapitres décrivent le sporophyte et la gamétophyte des Cormophytes. Enfin un chapitre est consacré à la phylogénèse des organes reproducteurs. Tous ces développements sont clairement présentés, abondamment illustrés et bien à jour. Ils présentent et discutent les théories les plus modernes, comme celle qui interprète l'origine de la fleur, ou bien celles qui sont relatives à l'évolution des inflorescences (Par exemple des Euphorbiacées, ou bien la fleur en apparence si simple des Liliacées, qui peut s'interpréter comme une inflorescence contractée «formée de 9 fleurs élémentaires réparties sur 3 hélices»).

Après cette étude morphologique vient une analyse de la biologie de la reproduction : détermination chromosomique du sexe, cinétique de la floraison, formation des gamètes, fécondation, embryogenèse. Un autre chapitre traite de la dissémination des semences et de la germination.

Cette étude des grands thèmes communs à toutes les Cormophytes est suivie de la description des caractères des grands groupes systématiques, et des grandes lignes de la classification. Enfin le livre se termine par une étude sur l'origine des Cormophytes et sur les grandes lignes de leurs tendances évolutives.

Dans le cadre d'un «Abrégé» le lecteur trouvera une étude très intéressante et bien à jour des grands problèmes que pose la reproduction des Cormophytes. Les faits d'observation indiscutables sont bien séparés des interprétations théoriques, et à plusieurs occasions des théories différentes sont présentées en parallèle. Ceci montre bien qu'il y a encore des questions à résoudre, même en botanique, et à quel point la connaissance de la nature doit encore faire des progrès. Cet «abrégé» est bien fait pour montrer à ceux qui en douteraient encore tout l'intérêt actuel d'une science biologique aussi ancienne que la botanique.

R. DAJOZ

M. GODRON. — *Écologie de la végétation terrestre*. Collection «Abrégés». Un volume 196 pages. Masson éditeur, 1984.

Voici une présentation originale de quelques aspects de l'écologie des végétaux terrestres. Les six grandes divisions de l'ouvrage sont les suivantes : 1. Le rayonnement solaire et ses rôles majeurs en écologie ; 2. L'origine de la vie et la diversification des espèces ; 3. La croissance de la végétation ; 4. La végétation, l'hydrosphère et la géosphère ; 5. Les structures horizontales de la végétation ; 6. L'homme et la nature. Cet ouvrage, dans lequel sont discutées un grand nombre de questions importantes d'écologie végétale sera lu avec profit par tous.

R. DAJOZ

Cinquième symposium international sur la pollinisation. Les Colloques de l'INRA. Un volume 493 pages. Editions de l'INRA, route de Saint-Cyr, 78000 Versailles. Paru en 1984.

Dans cette publication on trouvera les communications qui ont été présentées à un colloque international qui s'est tenu à Versailles en septembre 1983. Il comprend cinq sections, chacune de ces sections étant précédée par un rapport général rédigé par un spécialiste. Les cinq sections sont les suivantes : 1. Pollinisation et médiateurs chimiques ; 2. Pollinisation et amélioration des plantes ; 3. Pollinisation et pesticides ; 4. Pollinisation et protection de l'environnement ; 5. Pollinisation et productions agricoles. Ce sommaire montre

l'intérêt des communications qui ont été présentées, surtout quand on se rappelle l'importance de la pollinisation et des pollinisateurs en agriculture.

**Productions végétales à l'INRA. Aspects méditerranéens.** Editions de l'INRA, Paris 1983. Une brochure de 108 pages.

Dans cette brochure ont été regroupés des articles parus dans un journal local de Nice ; ces articles sont l'oeuvre de nombreux chercheurs de l'INRA et ils traitent de divers aspects des productions végétales en région méditerranéenne. On y trouve des rubriques consacrées à l'horticulture, à l'arboriculture et à la viticulture, à la forêt méditerranéenne, à la lutte biologique et à la lutte intégrée, aux plantes à parfums, au désherbage, etc. Les sujets traités sont variés ; certains montrent l'intérêt de diverses espèces végétales ; d'autres donnent des conseils pour une culture rationnelle ou bien présentent les ennemis et les ravageurs et les méthodes de lutte. Beaucoup de recherches fondamentales et appliquées réalisées dans les laboratoires de l'INRA sont ainsi vulgarisées pour le grand public.

**E. SCHOFFENIELS. — Biochimie comparée.** Un volume 205 pages. Masson éditeur, 1984.

L'auteur écrit dans la préface : « Le biochimiste se pose la question de savoir quels sont les aspects moléculaires qui sous-tendent la diversité organismique imposée par la diversité de l'environnement... Peut-être sera-t-il possible un jour de proposer une classification naturelle basée non plus sur la notion d'espèce telle que nous la concevons aujourd'hui, mais sur des critères bien différents... Car après tout les populations d'individus sont des collections de séquences métaboliques qui peuplent une niche écologique... Alors, plutôt que de décrire l'écosystème au plan des espèces qui le peuplent, ne pourrait-on l'envisager comme forme de séquences métaboliques utilisant l'énergie disponible de façon optimale ? ».

Dans cet ouvrage sont passés en revue quelques aspects de la diversité biochimique des êtres vivants. L'auteur montre que la biochimie comparée repose sur quelques principes fondamentaux : 1. Les propriétés des molécules déterminent les propriétés des organismes. 2. Les séquences métaboliques sont soumises à une organisation spatiale. 3. Un plan fondamental réside à la composition et au métabolisme de toutes les cellules démontrant ainsi leur origine commune. 4. La diversité biochimique est le résultat des processus de l'évolution. Ces concepts fondamentaux sont illustrés par divers exemples dont plusieurs montrent l'importance des phénomènes de nature écologique. Citons, entre autres : le métabolisme des Crustacés euryhalins ; les toxines d'origine animale ; les aspects biochimiques de la systématique ; les aspects écologiques du métabolisme de l'azote ; la thermophilie et l'adaptation au froid ; l'utilisation des lipides chez des espèces migratrices ou désertiques.

La lecture de cet ouvrage nécessite évidemment de bonnes connaissances de base en biochimie. Mais sa conception résolument comparative et les nombreuses réflexions auxquelles s'est livré l'auteur le rendent très intéressant, en particulier pour ceux qui se préoccupent des questions d'écophysiologie.

**P. LE MARÉCHAL, G. FOUCAULT, CH. HULÉN, R. VENARD, M.F. VESIN. — Biochimie. Exercices et problèmes commentés.** Un volume 256 pages. Masson éditeur, 1984

Cet autre ouvrage de biochimie, rédigé par une équipe d'enseignants de l'Université d'Orsay, s'adresse aux étudiants. Il aidera à comprendre les grands thèmes de la biochimie (Enzymologie, Bioénergétique, Biomembranes, Métabolisme, Biologie moléculaire) grâce à la présentation d'un certain nombre de « problèmes » accompagnés de solutions et de larges commentaires. Les problèmes proposés ont été établis à partir de publications dont les références bibliographiques sont données, et qui correspondent à des exemples réels. L'ensemble paraît excellent et sera de nature à aider largement l'étudiant qui doit s'initier à une discipline souvent complexe et difficile.

**H. WALTER. — Vegetation und klimazonen** Un volume 382 pages, 161 figures. E. Ulmer éditeur, Stuttgart, paru en 1984.

Il s'agit d'une nouvelle édition, revue et mise à jour, d'un ouvrage maintenant classique de biogéographie végétale, qui décrit les grandes formations végétales du globe, en insistant en particulier sur leurs rapports avec les climats. L'auteur a une connaissance personnelle de nombreuses régions du globe, et aussi de la littérature en langue russe. Il nous donne ainsi une description très complète et très bien documentée, des grandes formations végétales du globe. L'illustration (très nombreux schémas, graphiques et photos) est également très bonne.

R. DAJOZ

**BLANCANEUX Philippe, 1981. — Essai sur le milieu naturel de la Guyane Française. Travaux et documents de FORSTOM n° 137.** 126 p., planches, cartes et figures

Il s'agit à la fois d'une mise au point et d'une introduction sur la Guyane française. La composition géologique, la géomorphologie et la sédimentologie sont bien développées ainsi que la pédologie. Également une partie très intéressante sur le potentiel minier. Il est certain qu'une telle mise au point rendra les plus grands services, ainsi que le souligne Monsieur BRUGIERE dans sa préface, aux naturalistes qui sont nombreux à oeuvrer en Guyane. Toutefois on peut regretter qu'il n'y ait aucune approche, même botanique et zoologique du milieu guyanais. Cela pourra faire l'objet d'un deuxième fascicule.

La partie pédologique est relativement très développée surtout si l'on tient compte du fait qu'il est reconnu dans l'introduction que cet ouvrage sera surtout utile aux professeurs qui souhaitent initier leurs élèves à la géographie générale de la région.

Au total, un ouvrage fort bien étudié, intelligemment illustré et qui rendra incontestablement service aux naturalistes voulant oeuvrer en Guyane.

C.D.D

DUCROS Albert. — *Préhistoire de la France, Belgique, Luxembourg, Suisse*. — Espaces Temps : Fernand Nathan, 208 pages, nombreuses figures et photos

Cet ouvrage propose un aperçu très complet de la préhistoire de la France. Il est très bien rédigé et il est illustré d'une façon très sélective mais excellente. Il en résulte que son aspect didactique est particulièrement utile avec une très bonne explication de l'évolution des Hommes et des ambiances dans lesquelles ils vivaient. Notons également à l'annexe une histoire de la préhistoire très raccourcie et un guide des sites préhistoriques illustré département par département, et qui sera fort utile à tous

Il mérite à ce titre non seulement de figurer dans la bibliothèque personnelle, mais aussi sur la banquette arrière de la voiture car il est de nature à donner d'excellentes idées d'excursions. Toutes sont bien choisies et on les trouvera facilement avec les cartes Michelin ou quelque autre guide routier.

Au total donc un ouvrage particulièrement bien bâti et illustré et où bien sûr l'écologie et la représentation des sites, ainsi que la constitution des modes de vie jouent un très grand rôle

C.D.D.

DUNGER (Wolfram), 1983. — *Tiere im boden*, 220 p. 155 fig., 29 pl. — Zeimsen Verlag, DDR, Wittenberg Lutherstadt.

Excellent exposé de la Zoologie et de l'Ecologie du sol. Le plan est clair, l'illustration très choisie. Ce livre correspond à une remise à jour particulièrement utile, on ne peut que regretter qu'une telle introduction (à l'exception de celle de BACHELIER) n'existe pas en Français.

C.D.D.

*L'approche géologique des environnements lagunaires*, 1982. — Centre international pour la formation et les Echanges géologiques, 103, rue de Lille, 75007 Paris, 110 p.

Volume fort intéressant présenté par Jean-Claude BIDE, Christian CARRUESCO et André KLINGEBIEL de l'Institut de Géologie du Bassin d'Aquitaine, Université de Bordeaux I.

Les exemples choisis concernent essentiellement les lagunes littorales de la façade atlantique et celles des côtes de Tunisie. Il s'agit de la publication des travaux d'un groupe thématique : Environnement lagunaire. On peut évidemment reprocher à ce genre d'ouvrage d'être strictement basé sur une équipe de recherches et non point sur l'apport de la science française dans sa totalité. Il aurait été intéressant pour nous, que figurât une mise au point également sur les étangs méditerranéens qui ont été beaucoup travaillés, et, malheureusement que la lagune Ebrié en Côte d'Ivoire, ce que nous déplorons tous. Il vaudrait incontestablement mieux que de telles publications, publiées par le Centre National pour la Formation et les Echanges Géologiques de France puissent regrouper, donc rechercher à regrouper les efforts de toutes les équipes qui travaillent en France sur les systèmes côtiers lagunaires. En dehors de cette critique je dois dire que certains exemples sont parfaitement frappants et parfaitement illustrés par l'image et qu'ils sont tout à l'honneur de nos collègues qui ont effectué le travail qui représente aussi, en plus, la synthèse de beaucoup de travaux dans les différentes régions étudiées.

Sur le plan de la publication il faut toutefois noter que l'ouvrage a été fini d'imprimer en 1982 mais qu'en aucun endroit ne figure la date du dépôt légal.

C.D.D.

MATZ Gilbert & WEBER Denise, 1983. — *Guide des Amphibiens et Reptiles d'Europe*. 292 pages, 44 pl. en couleur, 169 cartes et figures. DELACHAUX et NIESTLÉ.

Il s'agit pour les groupes en question de l'équivalent du Peterson sur les oiseaux, ouvrage que nous attendions depuis longtemps. En gros l'on peut dire que le plan est identique ce qui est une bonne chose.

Autre avantage le guide s'étend à toute la région européenne jusqu'à l'OURAL (TURQUIE exclusivement !).

En le parcourant on ne peut qu'apprendre beaucoup de choses. Toutefois une petite remarque, dont, n'étant pas spécialiste, je ne sais pas si elle est parfaitement valable, les nouvelles variétés de Lézards ne sont pas toutes prises en compte, particulièrement celles décrites des petites îles par MERTENS. Ceci est-il dû à un doute sur leur validité ou la nécessité de ne pas trop alourdir l'ouvrage ? Je ne retrouve pas l'*Occidentalis* de B. LANZA (France) ni la si remarquable forme, par exemple quant à la livrée des mâles, des temples de Paestum. Le texte est par ailleurs très clair et dépouillé.

Les illustrations sont admirables. Si certaines stations d'espèces rares ne sont pas données je suppose que c'est par prudence, ce que j'approuve.

C.D.D.

*Les Cétacés des côtes de France*, 1983. — R. DUGUY éditeur, 112 pages, cartes et 6 fig., Annales de la Société des Sciences Naturelles de la Charente-Maritime.

Il s'agit avant tout d'un excellent atlas des captures retenues en fonction d'une analyse scientifique précise. Les cartes de répartition des échouages ou des observations sont nombreuses. Peut-être peut-on regretter qu'il n'y ait pas, en même temps, une figuration même schématique des espèces en direction des non professionnels.

Ouvrage excellent qui fait le point d'une question intéressante et troublante.

*La Tortue Luth sur les côtes de France*, 1983. — R. DUGUY éditeur, 38 pages, cartes, photos, graphiques. Annales de la Société des Sciences Naturelles de la Charente-Maritime

Même principe suivi que pour l'ouvrage ci-dessus

RAMADE (F.), 1981. — *Ecologie des ressources naturelles*. Masson. Ecologie appliquée et sciences de l'environnement 322 pages, 24 pl., photos, nombreuses figures et photos.

RAMADE nous présente ici un ouvrage parfaitement organisé et documenté. Enumérons les principaux chapitres :

Notions d'écologie relatives à la nature et aux ressources, énergie et matières premières minérales, l'atmosphère et les climats, l'hydrosphère, agroécosystèmes et production alimentaire, les écosystèmes forestiers, les prairies naturelles, la protection des écosystèmes menacés. Cette simple énumération des chapitres donne une idée de la construction de l'ouvrage qui reste assez classique, mais la densité des informations, l'excellent choix des sources, la qualité des illustrations aussi bien graphiques que photographiques font de ce livre un ouvrage irremplaçable et probablement le meilleur parmi un certain nombre traitant du même thème sur le plan international.

(Une seule petite critique réside dans le non suivi des numérotations entre figures, planches et photos, ce qui est gênant pour les citations)

Nous félicitons personnellement sans réserve notre collègue d'avoir élaboré un ouvrage synthétique et parfaitement didactique sur un sujet aussi polymorphe, oeuvre qui fait honneur à l'auteur et à l'éditeur.

AUBERT (M.), REVILLON (P.), FLATEAU (G.) et AUBERT (J.), 1982. — *Métaux lourds en Méditerranée*. 2ème Tome 80 pp., nombreuses figures.

Excellent catalogue de données bien cartographiées. Comme tout ce qui vient de chez notre Collègue, il s'agit d'un document facile à manier avec de nombreux résultats dans les tableaux.

Il s'agit essentiellement de Hg, Cd, Cr, Ni, Ca, Pb, et Zu  
C.D.D.

RODRIQUEZ Gilbert, 1982. — *Les crabes d'eau douce d'Amérique, famille des Pseudoscorpionidae*. 223 pp., 132 figures. — Orstom, faune tropicale XXII.

Depuis les travaux de Madame RATHBRUN nous ne disposons d'aucun travail réellement d'ensemble. Ce n'est pas un hasard si celui de Madame RATHBRUN (1904, 1905) et le premier ouvrage sont en grande partie basés sur les collections du Muséum National qui sont évidemment fort riches. La présente monographie est réduite à l'étude des Pseudoscorpionidae. Les clés sont claires, les descriptions se limitent au Gonopode I, au Maxillipède 3 et au pourtour de la carapace

Le premier caractère est enfin bien exposé, on se demande par contre ce que signifie exactement le deuxième caractère qui est très phylétique, ne tient aucun compte de la variabilité et est, en principe, totalement indépendant des facteurs évolutifs. Quant au troisième il est évidemment bon, mais en une certaine mesure seulement. En ce qui concerne le premier caractère, on peut regretter que le Gonopode 2 ne soit jamais représenté, or il a son importance (peut-être ne fallait-il pas dégrader les spécimens de collection, ainsi il était possible de le dire). A ma connaissance, en ce qui concerne les crabes d'eau douce aucune étude du Gonopode 1 n'avait jamais été présentée d'une façon aussi intelligente et précise. Remercions donc l'auteur qui nous rend accessible tout un groupe qui, jusqu'à ce jour constituait une véritable «bouteille à l'encre».

Nous aurions quand même voulu voir figurer des cartes de répartition par grands groupes, comme cela a été tenté à plusieurs reprises. Ces données sont utiles pour les naturalistes régionaux.

C.D.D.

AMOCO CADIZ, Conséquences d'une pollution accidentelle par les hydrocarbures, 1981., C.N.E.X.O., Paris, 881 p. nombreuses figures et cartes.

Actes du Colloque international. Centre Océanologique Bretagne, Brest, France, 19-22 nov. 1979.

Nombreuses considérations qu'il est impossible de résumer mais qui constituent un document irremplaçable sur cet événement. De nombreux aspects ont été suivis. Le livre est magnifiquement édité. On peut se le procurer au siège du C.N.E.X.O. à Paris.

C.D.D.

COLOM CASASNOVAS Guillermo. — *Gemorfologia de Mallorca*, 1982., 164 pp.

Le professeur COLOM nous présente une excellente introduction geomorphologique de Majorque concernant l'érosion fluviale, l'érosion littorale, l'érosion glaciaire. Il s'agit d'un condensé rédigé par un grand maître, de tout ce qu'on connaît sur cette région. A la suite d'une excellente bibliographie. De merveilleux dessins montrent toutes les formes qui existent dans cette zone privilégiée par sa variété. On ne saurait que souhaiter que pour les régions de l'Europe occidentale, puissent exister des guides aussi remarquables et aussi complets. Ce livre sera évidemment très utile pour tous les naturalistes fréquentant les Baléares.

C D D.

Cahiers de l'ORSTOM, Journée Georges AUBERT, 11 septembre 1980, Pédologie, Vol. XVIII, n° S 3-4 - pp. 161-322.

Il s'agit d'un fascicule correspondant au jubilé de notre collègue AUBERT. On y trouvera beaucoup de renseignements, non seulement sur le développement de la pédologie tropicale dont il été le principal promoteur, mais aussi beaucoup d'idées qui ont été acceptées sur le plan international.

AUBERT a insisté à la suite d'ailleurs d'AGOFONOFF sur le fait que le sol était vivant, qu'un sol pouvait mourir, mais aussi qu'il pouvait renaître. Cette pensée dynamique a inspiré toute son oeuvre et elle l'a conduit à analyser les cycles saisonniers pour mieux comprendre les processus dynamiques d'une éventuelle régénération

C'est évidemment cet aspect dynamique de son oeuvre, et son animation, et des travaux de ses élèves qui constituent l'originalité principale.

C'est dans cet esprit que HENIN développe le concept d'aptitude des sols en fonction de leur vocation, et cela débouche bien entendu sur une nouvelle conception de l'agronomie.

Dans ce volume on trouvera également des articles fort importants pour les écologistes comme par exemple, celui de G. MILLOT «Apport de la pédologie, de la géologie de surface», celui de DABIN sur les matières organiques dans les sols tropicaux normalement drainés.

Pour tout dire, car il est impossible d'analyser et même simplement de citer cette contribution, un excellent feu d'artifice de la grande majorité des pédologues français.

Il est incontestable que les collègues trouveront beaucoup de renseignements utiles dans ces cahiers de l'ORSTOM dont malheureusement la diffusion en France n'est pas encore suffisante.

C.D.D.

DURRELL, G  rald et DURRELL, Lee, 1983. — «Le Naturaliste en campagne», guide pratique pour d  couvrir la nature. Editions Bordas, 190 x 255 — 320 pages, 480 illustrations en couleur et en noir, reli   toile, 160,00 F.

Jean ROSTAND dans son livre de 1963, «le droit d'  tre naturaliste» (Stock) avait insist   sur la vocation propre des naturalistes, formation qui n'a rien    voir avec les math  matiques, mais qui se rapproche de l'art.   tant stricte observation    la cr  ation, elle correspond    une contemplation sans pri  re, avec le besoin d'analyser et de comprendre. Avant que ce droit ne nous soit ot  , peut-  tre pouvons-nous lutter. C'est pourquoi un livre tel que celui de G  rald et Lee DURRELL devrait   tre fort utile.

Dans une introduction, il   voque avec ferveur ce m  tier de naturaliste, cette vocation du regard. Il parcourt, tr  s rapidement, l'histoire des sciences naturelles, puis il introduit    l'  tude   l  mentaire d'un certain nombre de mi  eux : jardins, pr  s, haies, friches, d  serts, toundras, feuillus, for  t tropicale, zones c  ti  res, montagnes, eaux douces et je ne les cite pas tous.

Ce livre, fruit d'une longue exp  rience, choisit tr  s bien tous ses exemples. Il est magnifiquement illustr  , soit par des photos, soit par des diagrammes excellents.

Les auteurs concluent en disant que «Les naturalistes ont un r  le primordial    jouer dans l'avenir du monde». Je ne saurais que souscrire    cette formule depuis plusieurs d  cennies

C.D.D.

H. A. MOONEY et M. GODRON. — *Disturbance and ecosystems. Components of response*. Un volume XVI + 292 pages, 82 fig. Collection Ecological Studies n   44. Prix 128 DM. Springer   diteur, 1983.

Ce volume est consacr      l'  tude des modifications apport  es par l'homme    la structure et au fonctionnement des populations animales et v  g  tales, des   cosyst  mes et des paysages. Il est l'oeuvre d'une vingtaine d'auteurs qui pr  sentent une mise au point, chacun dans sa sp  cialit  . Voici un aspect de quelques uns des sujets trait  s. Dans une introduction G.M. GOODWELL examine quelques unes des principales cons  quences des activit  s humaines    l'  chelle du globe. Il pr  cise que la plus importante est l'augmentation de la teneur en gaz carbonique de l'atmosph  re et il en recherche les cons  quences. Il montre que les   cosyst  mes artificiels sont de plus en plus difficilement contr  lables : nous brisons des syst  mes de r  gulation qui se sont   tablis en plus d'un milliard d'ann  es. M. GODRON et R.T.T. FORMAN d  crivent les caract  ristiques des paysages et classent les diverses perturbations que l'homme leur fait subir. M. LAMOTTE, en s'appuyant sur les donn  es relatives au fonctionnement et    la production de divers types d'  cosyst  mes montre comment les actions de l'homme peuvent en modifier la production, le rendement, la composition sp  cifique ; il montre aussi que les esp  ces animales utilis  es par l'homme ont souvent un mauvais rendement   nerg  tique et que leur remplacement par de meilleurs transformateurs pourrait   tre   tudi  . D. AUCLAIR dans une   tude des for  ts naturelles et artificielles discute les avantages respectifs des peuplements purs et des peuplements mixtes. M. RAPP analyse les perturbations des cycles biog  ochimiques dans les for  ts. Il montre par exemple que la garrigue    *Quercus coccifera* qui remplace la for  t    *Quercus ilex* apr  s les incendies a une productivit   plus faible avec un plus faible recyclage des bio  l  ments. Au niveau des organismes, on trouve des   tudes sur les adaptations des v  g  taux qui s'installent dans les   cosyst  mes modifi  s par l'homme, avec en particulier des donn  es sur la g  n  tique des populations

Dans l'ensemble cet ouvrage est tr  s int  ressant et nous pensons qu'il est possible d'en recommander la lecture    tous les   cologistes

R. DAJAZ



## RÉSUMÉS DE THÈSES

Serge DERUELLE. — **Écologie des lichens du Bassin Parisien. Impact de la pollution atmosphérique (engrais,  $\text{SO}_2$ , Pb) et relations avec les facteurs climatiques.** Thèse Doctorat d'État des Sciences Naturelles, Laboratoire de Cryptogamie, Université de Paris VI

Les réactions variées des lichens à la pollution atmosphérique nous ont permis d'utiliser plusieurs techniques (bioindication, bioestimation, et bioaccumulation) pour préciser l'impact de la pollution azotée, acide et plombique dans trois régions du Bassin Parisien. L'influence des autres facteurs écologiques et notamment de facteurs climatiques a été discutée dans chaque cas.

### I - EFFETS DE LA POLLUTION AZOTÉE SUR LA VÉGÉTATION LICHÉNIQUE DE LA BASILIQUE NOTRE-DAME DE L'ÉPINE (Marne).

Un examen approfondi de la végétation lichénique des divers biotopes de la basilique a mis en évidence l'existence de peuplements non nitrophiles (*Dirinnetum repandae stenhammarosum* Clauzade et Roux 1975), de peuplements héminitrophiles de l'*Aspicilon calcareae* Roux 1978 et de peuplements fortement nitrophiles comme le *Caloplacetum citrinae* Beschel 1950 ex Klement 1955, l'association à *Candelariella medians* et *Physcia nigricans* Nowak 1960 et le peuplement à *Caloplaca murorum* f. *obliterata* f. *regularis*. Ce dernier peuplement, décrit avec une dénomination provisoire, n'avait pas été observé par NOWAK (1960) lors de l'étude de l'association.

La mesure de plusieurs facteurs microclimatiques (luminosité, température des thalles, température du substrat, température de l'air et humidité relative) et du temps de mouillage de la pierre fait ressortir le rôle essentiel de la luminosité et du mouillage du substrat (apport de substances azotées) lors de la colonisation du calcaire par les lichens. Le *Dirinnetum repandae stenhammarosum* CLAUZADE et ROUX 1975, très sciaphile et non nitrophile occupe des zones sombres, protégées des écoulements d'eau dans des renforcements de la face N et sous des corniches. L'association à *Candelariella medians* et à *Physcia nigricans* Nowak 1960, très héliophile et fortement nitrophile ne se développe que sur les surfaces à la fois exposées au rayonnement solaire et abondamment mouillées par les écoulements d'eau.

Le développement récent de peuplements nitrophiles sur la façade W directement exposée aux intempéries traduit indiscutablement un apport important de substances azotées par les eaux de pluie, apport qui n'existait pas autrefois. Cette augmentation de la pollution azotée semble liée à l'utilisation intensive des engrais qui sont maintenant épanchés par enfouissement dans le sol sous forme gazeuse et par pulvérisation sous forme liquide.

### II — EFFETS DE LA POLLUTION ACIDE SUR LA VÉGÉTATION LICHÉNIQUE DES ARBRES ISOLÉS DANS LA RÉGION PARISIENNE

L'observation de la végétation lichénique des arbres isolés dans la Région Parisienne, nous a permis de recenser 69 taxons et de dresser une carte de répartition pour les 45 d'entre eux les plus communs.

La présence et l'abondance de certaines espèces connues étant particulièrement sensibles à la pollution atmosphérique ont été utilisées pour établir une carte avec 6 zones de végétation, correspondant en fait à 6 auroles de pollution atmosphérique autour de Paris. Le taux de pollution acide attribué à ces différentes zones varie de moins de  $40 \mu\text{g}/\text{m}^3$  à plus de  $170 \mu\text{g}/\text{m}^3$ . Il montre une corrélation élevée avec les résultats des capteurs d'acidité forte disséminés dans la région. Le calcul de l'indice de pureté atmosphérique (I.A.P.) à partir de la fréquence et du recouvrement de tous les lichens observés à chaque station, donne des résultats semblables corroborés par la forte corrélation trouvée entre le degré de pollution, l'I.A.P. et le nombre d'espèces.

Ces deux méthodes, déjà utilisées dans d'autres régions, ont été modifiées dans la Région Parisienne. En effet, l'échelle de HAWKSWORTH et ROSE mise au point en Grande-Bretagne a été adaptée à la flore du Bassin Parisien, tandis que le coefficient de fréquence et de recouvrement utilisé dans la méthode de l'I.A.P. a fait l'objet d'une définition nouvelle et objective. Les relevés de plusieurs aspects des conditions stationnelles (altitude, force du vent, présence d'obstacle, etc.) dans 778 localités, et leur traitement mathématique a permis une discussion approfondie, jamais entreprise par ailleurs, de l'influence des différents facteurs écologiques. Il en résulte que le gradient de pollution atmosphérique est le facteur déterminant responsable de la zonation de la végétation lichénique autour de Paris, et que celle-ci ne peut être attribuée aux variations des facteurs substratiques et climatiques. Il est cependant nécessaire de comparer des relevés réalisés dans des conditions stationnelles aussi semblables que possible (arbres de même diamètre, essences ayant une écorce avec des propriétés voisines, absence d'obstacles dans les environs, etc...)

### ACCUMULATION DU PLOMB PAR LES LICHENS EN FORÊT DE FONTAINEBLEAU

L'impact de l'autoroute A6 sur les lichens se traduit, entre autres, par l'accumulation spatio-temporelle du Pb rejeté avec les gaz d'échappement. Si l'accumulation du Pb par les lichens a déjà été signalée autour d'usines ou à l'intérieur d'agglomérations, aucun transect n'avait jamais été réalisé en milieu rural uniquement soumis à une pollution automobile. En outre, aucune transplantation d'aussi longue durée (2

ans) n'avait jamais été effectuée auparavant.

Les lichens se développant naturellement en forêt de Fontainebleau présentent une **corrélation hautement significative** entre leur teneur en Pb et la proximité de l'autoroute. A 500 m de la chaussée, l'effet de la circulation automobile est encore suffisamment sensible pour être détecté en analysant le Pb des lichens. Des variations locales dues aux différences de conditions substratiques et climatiques apparaissent dans les différents transects effectués de part et d'autre de l'autoroute.

La **durée d'exposition** est également un facteur essentiel de l'accumulation du Pb, mais le phénomène d'**exsorption**, jamais mis en évidence auparavant fait que les lichens ne donnent pas une image intégrale des retombées atmosphériques pendant un temps donné. L'exsorption du Pb a été confirmée à la faveur de retransplantations de thalles dans leur milieu d'origine, après 7 mois d'exposition à la pollution automobile. Cependant, en prenant certaines précautions (utilisation de témoins et rapidité des prélèvements d'échantillons), la réalisation de transects et de transplantations garde toute sa valeur pour préciser respectivement la répartition spatiale du Pb et la tendance de l'évolution temporelle de la pollution.

A la différence des 2 parties précédentes où l'effet de la pollution se traduisait par une modification de la végétation lichénique visible à l'œil nu, la pollution plombique à Fontainebleau, n'est pas à l'origine de modifications morphologiques décelables directement. Nous pensons par contre que des altérations physiologiques peuvent être détectées comme le montrent les mesures de l'intensité respiratoire et de l'intensité photosynthétique réalisées sur quelques espèces. La détermination du mécanisme d'action du Pb sur la physiologie des lichens abordée sur deux espèces, laisse penser que le Pb, non seulement modifie la perméabilité membranaire des cellules, mais pénètre à l'intérieur des constituants lichéniques. Ceci reste cependant à confirmer et d'autres mesures sont nécessaires avant de conclure à l'effet indiscutable du Pb sur la baisse de productivité primaire des lichens.

Les lichens témoignent avec fiabilité de l'impact de la pollution atmosphérique pour les trois types de pollution étudiés dans le Bassin Parisien. L'effet des facteurs climatiques, plus important à grande échelle, peut être minimisé en prenant de précautions méthodologiques lors de l'établissement des relevés et lors du prélèvement des échantillons. Outre l'intérêt pratique d'une telle étude (suivi de la pollution), nous retiendrons la perspective de recherche ici esquissée en ce qui concerne les modalités d'action des polluants.

**FINN KJELLBERG.** — La stratégie reproductive du Figuier (*Ficus carica* L.) et de son pollinisateur (*Blastophaga psenes* L.). Une étude de coévolution. Thèse de Docteur-Ingénieur, Institut National Agronomique Paris-Grignon, 20 mai 1983

Les conditions de pollinisation du figuier grâce à l'intervention d'un petit Hyménoptère Chalcidien *Aganoidae* (*Blastophaga psenes*) ont été vulgarisées depuis longtemps dans de nombreux livres ou manuels et citées comme exemple d'une symbiose étroite entre une plante et son pollinisateur.

Cependant il reste encore beaucoup à apprendre sur ce sujet. Du simple point de vue descriptif, l'extension d'une

telle étude à l'ensemble du genre *Ficus* a révélé au cours des dernières décennies, d'une part que chacune des nombreuses espèces de *Ficus* (environ un millier) a son espèce propre d'*Aganoidae* pollinisateur, d'autre part que chez ces insectes le transport du pollen n'est pas toujours passif, mais résulte parfois d'un comportement actif de récolte, dans des poches tégumentaires appropriées, avec déversement ultérieur sur les stigmates des fleurs réceptives (comme dans le cas, également classique du petit papillon *Tegeticula* pollinisateur des fleurs de *Yucca*). Mais surtout, les relations adaptatives de caractère mutualiste entre le Blastophage et le figuier ont été reconsidérées sous l'angle de la biologie évolutive par G. VALDEYRON et D.G. LLYOD (*in* Evolution, 33 (2), 1979, 673-685), ce qui conduit aujourd'hui F. KJELLBERG, élève de G. VALDEYRON, à analyser en termes d'avantages sélectifs pour le figuier et pour le Blastophage certains des aspects de leurs relations complexes (1).

Mais d'abord convient-il avec l'auteur de rappeler les éléments essentiels de ce problème de coévolution.

Chez tous les figuiers, les fleurs de caractère rudimentaire et à sexes séparés tapissent la paroi interne d'un réceptacle charnu en forme d'outre, ouvert à son apex par un ostiole : la jeune figue ou sycone (*syconium*). Dans ces conditions l'autopollinisation pourrait être la règle, mais il y a toujours décalage dans le temps entre la maturité des fleurs mâles (libération du pollen) et la réceptivité des fleurs femelles d'une même sycone : les fleurs femelles sont réceptives avant la maturité des fleurs mâles (protogynie). La pollinisation ne peut donc intervenir qu'à la faveur du transfert de pollen entre deux figues se trouvant l'une en phase mâle, l'autre en phase femelle ou réceptrice.

Ce transfert est assuré par un Chalcidien gallicole qui s'est développé dans certaines des fleurs femelles ; le Blastophage dans le cas de notre figuier commun est une des espèces de ces Chalcidiens *Aganoidae*, dits scyphiles, parce que se reproduisant dans les sycones.

Il existe en effet dans les sycones deux types de fleurs femelles, les unes à style court, les autres à style long ; celles-ci peuvent coexister dans la même sycone ou se répartir dans deux sortes de figues apparaissant à des saisons différentes et portées par des arbres distincts.

Le Blastophage ne peut pondre que dans les fleurs brevistyles.

Il existe des espèces de figuiers monoïques dont chaque arbre peut produire pollen et graines et des espèces dioïques dont certains arbres fonctionnent seulement comme mâles et d'autres comme femelles. C'est le cas précisément de notre figuier méditerranéen (*Ficus carica*) dont il existe deux formes végétatives différant d'une part, par le rythme d'évolution des bourgeons floraux, d'autre part, par leurs caractères morphologiques floraux. L'une d'elles, connue sous le nom de caprifiguière et longtemps considérée comme la forme sauvage du figuier cultivé, ne possède que des fleurs femelles à style court, associées à des fleurs mâles productrices de pollen ; il ne produit pas de figues comestibles parce que ses fleurs femelles sont toujours parasitées par le Blastophage ce qui transforme les ovaires en petites galles, cependant que la sycone n'évolue pas en un fruit succulent. L'autre forme, le figuier cultivé, producteur de figues comestibles, n'a au contraire que des fleurs femelles à style long ce qui les met à l'abri du parasitisme par le Blastophage dont la tarière de ponte plus courte que le style de la fleur ne peut atteindre l'ovaire. Par contre les sycones n'hébergent que des fleurs mâles atrophiées ; cependant si les fleurs femelles sont pollinisées par du pollen provenant du caprifiguière, les ovules se transformeront en graines et la sycone en fruit charnu et sucré.

Le caprifiguière fonctionne donc uniquement comme pro-

(1) Ce travail a été réalisé au Centre d'Etudes Phytosociologiques et Écologiques Louis Emberger, du CNRS, à Montpellier

ducteur de pollen, on le désigne parfois comme figuier mâle ; inversement le figuier cultivé fonctionne uniquement comme producteur de graines, on le désigne donc comme figuier femelle. Mais l'une et l'autre forme sont produites en nombre sensiblement égaux par les graines du figuier domestique, le caractère floral brévistyle du caprifiguié étant hétérozygote, le caractère longistyle étant présent à l'état homozygote dans le figuier femelle.

Le caprifiguié et le figuier cultivé diffèrent en outre par leur phénologie florale. Chez le Caprifiguié les bourgeons floraux annuels situés à l'aisselle des feuilles vont évoluer selon une double modalité. Les bourgeons de la base du rameau sont les premiers à se développer ; ce sont eux qui donnent les **mamme** (figues de l'année) ; les bourgeons suivants passent l'hiver à l'état de « grains de poivre » et se développent au printemps suivant en donnant les **profichi**, dites figues de printemps, toujours situées en dessous du rameau feuillé de l'année, sur un bois de deux ans, à l'aisselle des cicatrices foliaires. Les **profichi** atteignent leur stade de réceptivité femelle en mai et leur maturité mâle en juillet ; les **mamme** libèrent en mai la 1ère génération de l'année de Blastophages.

Chez le figuier cultivé, les bourgeons axillaires à fruits du rameau feuillé annuel évolueront pratiquement tous en figues au cours de l'année, le stade floral de réceptivité femelle étant atteint en juillet et le stade mâle en principe plus tard, si ce n'est que les fleurs mâles y sont presque toujours stériles. Seul parfois le bourgeon distal du rameau subit, comme dans le cas du caprifiguié, un début de développement estival suivi d'une diapause pour reprendre son évolution en figue de printemps l'année suivante. Mais ces figues-fleurs ou figues primeurs, comme on les appelle, ne sont qu'exceptionnellement produites et sont d'ailleurs de nature parthénocarpique.

Le caprifiguié ou figuier mâle n'a qu'une phase annuelle de production de pollen, en juillet par les **profichi**, car les **mamme** ne produisent pas de pollen viable. Cette période de production de pollen coïncide avec l'éclosion et l'envol de la génération de Blastophages qui se sont développés dans les ovaires des fleurs brévistyles de ces mêmes sycones. Lors de l'envol de mai, les Blastophages femelles issus des **mamme** seront attirés par les **profichialors** en phase femelle réceptive ; lors de l'envol de juillet les Blastophages de la nouvelle génération, sortant de ces même **profichi** seront attirés par les sycones en phase femelle du figuier cultivé pollinisant les fleurs longistyles et assurant ainsi la production de figues comestibles et de graines. Mais le Blastophage ne pouvait se reproduire dans ces figues, il faut encore que certains d'entre eux assurent la continuité de générations en allant pondre dans les **mamme** de l'année, dont la phase réceptive femelle ne se manifeste qu'un peu plus tard, en août.

Nous arrivons ainsi à la première des questions que se pose F. KJELLBERG dans sa thèse et à laquelle il tente de répondre par un certain nombre d'observations et d'expérimentations : comment est assurée la pérennité du Blastophage ?

Dans les régions d'Afrique du Nord ou du Moyen Orient où le figuier est cultivé (multiplié par voie végétative), la pollinisation du figuier à figues comestibles n'est assurée que si l'on suspend dans ces arbres, au moment de la phase femelle réceptive des sycones de l'année, des **profichimûres**, prélevées sur un caprifiguié : c'est la pratique de la caprification. Cela signifie que les Blastophages porteurs de pollen, issus de ces **profichi**, ne survivent peut-être que peu de temps à l'air libre et ne peuvent jouer leur rôle qu'à proximité immédiate de leur site d'éclosion. Les conditions de température élevée et de faible humidité atmosphérique en sont sans doute la cause. La survie et le déplacement des Blastophages issus des **mamme** ou figues de printemps du caprifiguié et allant pondre dans les **profichi** du même arbre peuvent aussi être contrariées en certaines conditions climatiques. C'est ainsi

que G. VALDEYRON (1981) a observé sur les îles de Kennah au large de Sfax (Tunisie), qu'en raison de la douceur du climat hivernal les « **mamme** » du caprifiguié peuvent être mûres (c'est-à-dire libératrice de pollen et de Blastophages) avant que les « **profichi** » ne soient mûres. Les paysans sélectionnent alors des caprifiguiers dont les « **mamme** » ont une maturité plus tardive et pendent celles-ci dans les caprifiguiers dont les « **profichi** » sont proches de la réceptivité, (sorte de caprification du caprifiguié).

En opposition à ces zones climatiques où la survie du Blastophage et son rôle efficace sont aléatoires et demandent la protection ou la sélection de l'homme, dans la région de Montpellier la reproduction sexuée du figuier d'une part, la survie du Blastophage d'autre part sont assurées sans intervention humaine et sans aléa. Déjà en 1910 LECLERC DU SABLON avait indiqué que dans ce midi languedocien le rayon d'action du Blastophage pourrait excéder plusieurs kilomètres. Les conditions de température et d'humidité de l'atmosphère semblent conditionner la durée de survie des Blastophages et leur aptitude à se déplacer à plus ou moins longue distance du lieu d'éclosion. Ces conditions jouent aussi bien pour les Blastophages issus des **profichi** et attirés par les sycones en phase femelle du figuier cultivé, que pour ceux issus des « **mamme** » du caprifiguié et attirés par les **profichi** du même arbre.

Pour préciser les modalités du déplacement des Blastophages dans la région de Montpellier, l'auteur a procédé au marquage de ces insectes en insufflant une poudre fluorescente dans les « **mamme** » proches de la maturité. Il a observé que la très forte attraction exercée par les « **profichi** » du même arbre à l'égard des Blastophages, a pour conséquence que seules les « **profichi** » les plus proches (moins de 1 m) reçoivent de la poudre fluorescente. Cependant on pourrait se demander si cette poudre est suffisamment adhésive et persiste assez longtemps sur le corps des insectes.

Il a par ailleurs supprimé à la fin, en fin d'hiver, toutes les « **mamme** » (près de deux mille) d'un caprifiguié distant d'environ 50 m des caprifiguiers les plus proches ; cependant cet arbre produisit une récolte normale de « **profichi** » (10 à 15.000) ce qui témoigne que celles-ci ont été visitées par des Blastophages issus des autres caprifiguiers distants de 50 m et plus (1).

Dans la région de Montpellier les « **profichi** » libèrent leurs Blastophages vers la mi-juillet, alors que les figues de l'année du figuier domestique sont au stade réceptif et très attractives. Sur le caprifiguié les « **mamme** » de l'année sont encore très peu développées, elles n'attendent leur réceptivité au plus tôt que début août, alors que la quasi totalité des « **profichi** » sont tombées. Il y a donc là une période critique pour le Blastophage : d'où proviennent les Blastophages qui pondront en août dans ces « **mamme** », assurant la continuité du cycle pendant l'hiver ?

Quelques observations ont révélé l'existence sporadique, dans des biotopes frais, de caprifiguiers dont les « **profichi** » mûrissent très tardivement, en septembre ; ces arbres pourraient fournir une production de Blastophages susceptibles d'aller visiter les « **mamme** » réceptives à cette époque dans les zones plus chaudes.

Par ailleurs certains caprifiguiers pourraient produire au cours de l'été une production échelonnée de « **mamme** », dont les plus précoces, arrivant à maturité réceptive dès juillet pourraient héberger une génération intermédiaire de Blastophages. Ces « **mamme** » précoces appliquées « **mammoni** », libère-

(1) Les **profichi** qui n'ont pas été visités par des Blastophages, tombent sans achever leur évolution. Ils c'est-à-pourte dans l'ovaire des fleurs brévistyles (et non la pollinisation) qui assure la rétention des sycones.

raient à leur tour des Blastophages vers la fin de l'été, allant alors se reproduire dans le «mamme» tardives destinées à passer l'hiver. Il y aurait donc ces trois générations successives de Blastophages sur le caprifigier.

Pour vérifier cette éventualité, F. KJELLBERG a suivi en 1981 et 1982 la production de **mamme** de trois caprifigiers, notant le taux de celles-ci qui demeurent sur l'arbre en automne, en fonction de leur développement précoce ou tardif. Seules subsistent les sycones qui ont reçu la visite des Blastophages, or presque toutes les **mamme** tardives tombent ; ne subsistent, à un taux relativement élevé (28/52) que des **mamme** précoces dont la réceptivité était antérieure au 25 août (1981) ou au 15 août (1982), pour tenir compte des conditions climatiques générales de ces deux années. Cette date de réceptivité correspond à la date de maturité des **profichi** les plus tardives et à la génération de Blastophages qu'elles libèrent. Si les Blastophages visitant les **mamme** provenaient d'une génération intermédiaire sur des **mammoni**, ce serait au contraire les **mamme** les plus tardives qui seules pourraient en bénéficier.

Ceci n'exclut sans doute pas, comme le fait remarquer l'auteur, que les rares **mamme** tardives ayant subsisté (8/98) ont pu être visitées par des Blastophages issus de **mammoni**. En effet, dans la région de Montpellier, une prospection attentive dans le périmètre suburbain, a permis de repérer 4 caprifigiers portant régulièrement chaque année une abondante production de figues particulièrement précoces, réceptives au moment de la maturité des **profichi**, caractère propre des **mammoni**.

L'auteur a par ailleurs utilisé des pièges à aspiration disposés dans les caprifigiers, pour tenter de surveiller les dates d'apparition des Blastophages ailés. C'est ainsi qu'un tel piège, installé du 14/07 à fin octobre à proximité des caprifigiers dont on étudie la phénologie des **mamme**, n'a capturé des Blastophages que jusqu'au 24 août. L'auteur note en outre qu'en 1982, le nombre de Blastophages capturés, après une chute vers le 1er août, à la suite de 2 jours de pluie, augmente notablement par la suite, atteignant un maximum entre le 6 et le 12 août (date de réceptivité des **mamme** précoces), abondance apparemment liée à une période de plusieurs jours de vent du nord. Ces Blastophages provenaient de zones plus ou moins éloignées, où, en biotopes plus frais, les **profichi** mûrissent plus tardivement ? F. KJELLBERG signale enfin l'existence sur les caprifigiers mis en observation, d'une **profichi** tardive libérant des Blastophages à l'époque correspondant au début de maturité des **mamme**.

En conclusion, toutes ces observations démontrent que le cycle annuel du Blastophage sur le caprifigier, dans la région de Montpellier, peut être assuré par la succession de deux générations seulement : une printanière se développant dans les **profichi**, une automnale et hivernale dans les **mamme**. Cela n'exclut pas cependant la possibilité qu'intervienne une génération intermédiaire, estivale, se développant dans les figues d'été du caprifigier, les **mammoni**. Il en est probablement ainsi dans les régions géographiques les plus chaudes de l'aire de subsistance du Blastophage ; c'est ainsi que dans ces régions de culture traditionnelle du figuier, on a tendance à sélectionner des caprifigiers ayant une production plus étalée de figues de l'année, dont une production estivale ou **mammoni**.

Par contre dans les régions géographiques où le figuier domestique et le caprifigier poussent de façon spontanée, la sélection naturelle va à l'encontre de la multiplication des arbres produisant des **mammoni**, qui sont effectivement rares, ceux-ci entrant en compétition avec le figuier cultivé pour l'attraction des Blastophages pollinisateurs. La stratégie du caprifigier de produire plus de **profichi** que de **mamme** (environ 10 fois plus), et très peu de **mammoni**, favorise en

effet la pollinisation du figuier cultivé et la production de graines.

On peut regretter que les observations entomologiques rapportées dans ce chapitre, traitant des conditions de la réceptivité du Blastophage sur le caprifigier, ne soient pas mieux définies. En particulier on ne trouve aucun chiffre sur le nombre de Blastophages capturés.

On s'étonnera également que l'auteur ne rappelle pas, à propos du nombre de générations annuelles du Blastophage, les données établies par Kuttmathiathu JOSEPH (1958) cependant sommairement citée (1). Ce dernier a montré, en effet, pour la région de Banyuls-sur-Mer et pour la Dordogne que les Blastophages adultes qui sortent au printemps des figues ayant passé l'hiver sur le caprifigier résultent en fait de deux générations larvaires distinctes. Ces données mériteraient d'être discutées.

On souhaiterait également à ce point de l'étude, connaître le nombre de Blastophages produits par une **profichi** ou une **mamme**, ainsi que le nombre de femelles venues pondre. Mais il faudra attendre le 3ème chapitre de la thèse pour voir exposer ces données, car l'auteur consacre le chapitre 2 à la présentation de modèles mathématiques qui pourraient permettre d'expliquer, en fonction de leurs valeurs sélectives, les variations de fécondité des mâles de Blastophages ou celles du sex ratio de leur descendance.

On sait que la femelle de Blastophage est fécondée avant même sa sortie de la galle qui l'héberge, par un mâle aptère, issue de la même génération gallico, à l'intérieur de la même figue. La probabilité pour que cet accouplement se réalise entre frère et sœur peut varier en fonction du nombre de femelles venues pondre dans la figue (**profichi** ou **mamme**). En outre tous les mâles sont issus d'œufs non fécondés ; parthénogenèse arrhénotopie facultative répandue chez de nombreux Hyménoptères.

C'est en considération de ces données que F. KJELLBERG étudie deux modèles mathématiques susceptibles de s'appliquer au cas du Blastophage : un premier modèle traitant d'une stratégie reproductrice conduisant au nombre maximum de descendants (notion de stratégie évolutivement stable : E.S.S.) ; un second modèle recherchant le sex ratio optimal pour aboutir à une E.S.S.

Il ne peut être question de rapporter ici les démonstrations de l'auteur, mais on doit préciser qu'il a eu le scrupule de procéder selon deux méthodes complémentaires : par simulation sur ordinateur et par calculs analytiques. Dans ses conclusions de ce chapitre 2, F. KJELLBERG indique que les modèles utilisés «permettent de prévoir quelques tendances, à savoir :

1 — Plus le nombre de femelles pondant par figue est élevé, plus le sex ratio doit être élevé.

2 — Plus les femelles pondant dans une même figue sont apparentées et plus le sex ratio doit être faible».

L'auteur reconnaît cependant que l'on ne peut aller plus loin, en l'absence de données sur le nombre d'œufs pondus par chaque femelle.

Dans le chapitre 3, intitulé «Contrôle des populations de Blastophages par le figuier» F. KJELLBERG confronte alors ses observations sur le terrain avec ces données théoriques. Il donne notamment un tableau comparatif du nombre d'insectes produits par figue et du sex ratio observé pour un échantillon de 14 **mammet** 14 **profichi** en 1981, 35 **mamme** et 31 **profichi** en 1982.

(1) Kuttmathiathu (prénom) JOSEPH (nom), c'est par erreur d'impression que l'on trouve parfois Kuttmathiathu indiqué comme nom d'auteur.

Les différences observées entre **mamme** et **profichi**, ainsi que les différences interannuelles sont significatives. Cela montre qu'effectivement le sex-ratio est corrélé positivement avec le nombre d'insectes produits par figue, par exemple :

sex-ratio = 0,28 pour une production de 310 insectes par **mamme** en 1981

sex-ratio = 0,15 pour une production de 180 insectes par **mamme** en 1982.

Toutefois, bien que les **profichi** produisent un grand nombre de Blastophages, 400 à 500 par figue, le sex-ratio y demeure faible : 0,11 en 1981 ; 0,16 en 1982.

Selon les modèles mathématiques développés précédemment le sex-ratio évolutivement stable est d'autant plus faible que les femelles pondant dans une même figue sont apparentées (issues de la même **mamme**). Or nous avons précédemment indiqué que par marquage des **mamme** avec une poudre fluorescente l'auteur a vérifié que les Blastophages pénétrant dans les **profichi** proviennent du voisinage immédiat de celles-ci. Il a en outre montré, par ensachage des **mamme**, que la libération des Blastophages est très groupée dans le temps (3 jours), ce qui favorise encore la contamination des **profichi** par des femelles issues d'une même **mamme**, donc apparentées.

Du point de vue de la reproduction sexuée du figuier, le caprifigier fonctionne comme figuier mâle, produisant le pollen et le pollinisateur, issus l'un et l'autre du **profichi**. Sa valeur sélective est essentiellement en rapport avec le nombre de pollinisateurs produits. Ce nombre dépend du nombre de **profichi**, du nombre de femelles pondant par **profichi**, enfin du sex-ratio de la descendance, étant favorisé par un sex-ratio faible. Les femelles pondant dans les **profichi** proviennent des **mamme** et leur nombre doit s'accroître avec celui des **mamme**. Cependant le nombre de **profichi**, issues de bourgeons à développement latent en fin d'été et d'hiver est, lui, d'autant plus faible que le nombre de **mamme** est plus élevé. Le caprifigier semble aussi conditionner la démographie des populations de Blastophages, en fonction de la proportion relative de **mamme** et **profichi** se différenciant aux dépens des bourgeons à fruit de l'année. Mais rien ne montre que le caprifigier peut d'une façon ou d'une autre contrôler ou favoriser l'appareillement des femelles de Blastophages pondant dans une même **profichi**.

F. KJELLBERG cherche alors des arguments relatifs à ce point particulier des rapports Blastophage-figuier, dans les observations rapportées pour d'autres espèces de *Ficus*. D'une façon générale les auteurs notent que les figues produisent un beaucoup plus grand nombre de Blastophages femelles que de mâles, ce qui va de pair avec le fait que peu de femelles pondent par figue. Cela pourrait être assuré, soit parce que une femelle pondreuse délaisserait les figues déjà visitées (ce qui est fréquent chez les Hyménoptères parasites), soit parce que le figuier réagirait après la pénétration ostiole d'une première femelle, rendant la voie ostiole impraticable. RAMIREZ (1970) a en effet signalé pour des *Ficus* américains, qu'après la pénétration dans une sycone en phase réceptive de plusieurs femelles de Blastophages, une goutte de latex obture l'ostiole, latex provenant probablement des blessures infligées aux écailles ostiolaires par les mandibules des insectes dans leur effort de pénétration.

Expérimentalement, F. KJELLBERG a montré, en ensachant des **profichi** que celles-ci demeurent attirantes plus longtemps pour les Blastophages que celles dont l'accès est libre, la pénétration des Blastophages induisant sans doute une cessation de la réceptivité de la figue. Cette réaction permettait de limiter le nombre de femelles pondueuses par figue, ce qui d'une part réduit le nombre de figues non visitées, d'autre part améliore le sex-ratio en faveur des femelles dans leur descendance.

La conclusion de la thèse de F. KJELLBERG, cherche à définir, en fonction des connaissances acquises, quelles pourraient être les voies d'une génétique d'amélioration du figuier cultivé. D'une part, la construction d'un modèle informatique du système complexe Figuer-Blastophage aiderait à définir les paramètres efficaces et accessibles. D'autre part il convient de prendre en considération le figuier (*Ficus carica*) dans toute l'étendue de sa répartition géographique. «Le figuier a surtout acquis son statut de plante cultivée en bordure sud et est de la Méditerranée», où la caprifiscation est nécessaire et où le rôle indispensable du Blastophage n'est assuré de façon régulière que par la culture simultanée du caprifigier (figuier mâle) et du figuier domestique (figuier femelle). Dans la zone moyenne de l'habitat (France méditerranéenne, Italie moyenne) la survie du Blastophage est assurée par ses 2 ou 3 générations successives sur les caprifigiers, poussés spontanément et son rôle pollinisateur à l'égard du figuier cultivé est assuré normalement.

Cependant on peut se préoccuper de savoir si les caprifigiers présentant une génération annuelle de **mammoni** seraient préférables. D'autre part dans ces régions du Languedoc ce sont les figues-fleurs ou figues-primiers de printemps qui sont le plus appropriées à assurer une production économiquement rentable ; or le déterminisme de cette production est encore très incomplètement compris.

L'auteur souligne à ce propos que les peuplements spontanés de figuiers (figuiers mâles et figuiers femelles) dans le midi méditerranéen français représentent un pool génétique irremplaçable résultant d'une longue sélection naturelle ; et l'urbanisation croissante ou les interventions humaines variées sur les biotopes sauvages où se maintiennent et se renouvellent ces génotypes sont de plus en plus menacées.

Quant aux zones d'extension occasionnelle du figuier vers le nord, que l'on retrouve jusqu'en Bretagne, c'est là sans doute que s'est manifestée, avec l'absence du Blastophage, l'apparition de la parthénocarpie. Or la parthénocarpie peut être intéressante, tant à l'égard de la production de figues d'automne que de figues de printemps. L'étude des génotypes présentant une tendance à la parthénocarpie mérite donc d'être approfondie.

La thèse de F. KJELLBERG ouvre donc des horizons fort intéressants tant sur le plan de la biologie évolutive du figuier et de son pollinisateur, que sur celui de l'amélioration de cette production fruitière.

On doit en outre signaler qu'à l'occasion de la présentation de cette thèse se trouvaient réunis plusieurs spécialistes internationaux du problème *Ficus-Agaonidae* pollinisateurs (membres ou non du jury) et qu'un mini-symposium fut organisé sur ce thème.

Y participèrent : G. VALDEYRON, Directeur de la thèse, Professeur honoraire de Génétique et amélioration des plantes à l'I.N.A. P.G. ; J. GABIL, Professeur à l'Université de Tel Aviv ; J.T. WIEBS, Professeur à l'Université de Leiden (tous les trois membres du jury) ; G. et S. MICHALOUD (France) auteurs de récentes observations et d'un film sur des *Ficus* tropicaux africains, M. VAZQUEZ AVILA (Argentine) travaillant sur des *Ficus* neotropiques, S.A. ULENBERG, élève du Professeur WIEBS, étudiant les rapports entre les Hyménoptères Agaonides pollinisateurs des *Ficus* et leurs parasites. On notait en outre la présence de spécialistes de génétique évolutive : D. LACHAISE (CNRS, laboratoire de Génétique évolutive de Gif s/Yvette) H. GOUYON (rapporteur de la thèse, du laboratoire de génétique de l'INA et du laboratoire de génétique évolutive du CEPE, Montpellier).

G. VALDEYRON dans un exposé introductif soulignait les interrogations qui demeurent posées à propos de la symbiose *Ficus-Agaonide* pollinisateur ; on peut sommairement

rapporter ici les réponses données, soit au cours des discussions, soit dans les exposés des autres participants (extrait d'un compte-rendu dactylographié, rédigé en anglais par S.A. ULENBERG (1)).

1 — Dans le cadre de la continuité des générations de Blastophage sur le Caprifiguière, on peut se demander si des femelles de Blastophages qui ont pollinisé les figues du figuier cultivé peuvent survivre et ressortir de ces figues pour aller se reproduire dans les mamme du caprifiguière. F. KJELLBERG rapporte qu'il a effectivement observé des femelles de Blastophage sortir d'une figue, toujours munies de leurs ailes et antennes, donc aptes au vol, mais on ne peut affirmer qu'elles puissent alors assurer la continuité du cycle annuel du Blastophage sur le caprifiguière. C'est une des tâches que s'efforcera de préciser le groupe de recherches de Montpellier.

2 — Les mâles de Blastophages ont-ils un autre rôle que celui de féconder les femelles ? La réponse est donnée dans un exposé de J. GALIL : chez *Ficus sycomorus*, les mâles d'Agaoïde ouvrent activement avec leurs mandibules les anthères des fleurs mâles d'ailleurs peu nombreuses, libérant ainsi leur pollen ; l'endothélium des anthères est dégénéré et en raison des conditions relativement humides du sycomore ne peut en assurer normalement la déhiscence ; dans cet exemple, les femelles récupèrent activement le pollen qu'elles accumulent dans leurs poches thoraciques.

Chez *F. carica*, par contre, il y a un grand nombre d'anthères et leur endothélium de nature fibreuse en assure la déhiscence automatique en rapport avec les conditions relativement sèches de la sycone ; les mâles de Blastophage n'interviennent donc pas et les femelles se chargent passivement de pollen dans les replis tergaux de l'abdomen.

Chez *F. religiosa*, les conditions seraient intermédiaires. Une autre question se pose à propos du prélèvement actif de pollen par les femelles d'Agaoïdes et de l'avantage sélectif d'un tel comportement. Les réponses à ce sujet mettent en avant la prise en considération de la sélection familiale ou de groupe, l'avantage dans le long terme étant évidemment la reproduction même de l'espèce de *Ficus*-hôte, par ses graines. De son côté G. MICHALOUD signale une interprétation de NEWTON et LOMO (1977) selon lesquels le pollen véhiculé par l'Agaoïde femelle serait utilisé comme ressource énergétique lors de son vol.

Une troisième question évoquée par G. VALDEYRON est celle-ci : les espèces de *Ficus* sont-elles interfertiles ? Une réponse est apportée par un exposé de J.T. WIEBS, dans lequel il est souligné que l'étroite spécificité de l'Agaoïde pollinisateur pour une espèce donnée de *Ficus* (un des caractères de la symbiose), est une garantie de la non existence d'une pollinisation croisée. Une observation de RAMIREZ (1970) est rapportée d'après laquelle, dans le cas où les sycones sont visitées par des Agaoïdes «étrangers», aucune graine

n'est produite (apport probable de pollen incompatible), mais le chalcidien peut cependant se développer normalement dans ces mêmes sycones.

Enfin G. VALDEYRON avait soulevé le problème évolutif et adaptatif, pourquoi aucune sélection ne s'est manifestée en faveur des femelles d'Agaoïdes ayant un ovipositeur plus long ? G. MICHALOUD émet l'hypothèse que des femelles à ovipositeur plus long, donc susceptibles de pondre dans les fleurs longistyles, seraient sans doute contre sélectionnées, en raison d'un taux de parasitisme plus élevé sur leurs larves ; en effet les fleurs longistyles ont un pédicelle court, plus aisément atteintes à travers la paroi de la sycone par la tarière des Chalcidiens parasites du Blastophage (*Toryminae*), alors que les fleurs brévistyles ont un pédicelle long et sont ainsi mieux protégées contre ce parasitisme.

Il est évident que le parasitisme ainsi que la présence éventuelle de plusieurs espèces d'Agaoïdes exploitant une même espèce de *Ficus*, sont des facteurs susceptibles de déranger ou contrarier les relations symbiotiques *Ficus*-pollinisateur.

C'est ce type de problème qu'ont étudié au Gabon, G. et S. MICHALOUD sur des figuiers tropicaux. Ils exposent ainsi leurs observations concernant les rapports compétitifs entre deux espèces d'Agaoïdes : *Couriella camerunensis* et *G. gabonensis* sur *Ficus ottonifolia*. Un film couleur 16 mm a été réalisé par les auteurs sur ce sujet intéressant (cf. diffusion par le Film de la Recherche Scientifique : «Figuier tropicaux et pollinisation»). G. MICHALOUD expose en outre le cas de la compétitivité entre mâles d'une même espèce d'Agaoïde : *Alfonsiella natalensis*, en dépit d'un lien étroit de descendance.

A propos de cette complexité des biocénoses associées aux sycones des *Ficus*, J. GALIL souligne le besoin d'une terminologie plus précise pour distinguer les diverses espèces d'Hyménoptères associées aux figues : sycophiles primaires aux relations mutualistes et symbiotiques avec les *Ficus* et à l'origine de galles ; sycophiles secondaires pour les inquilins.

Enfin, S.A. ULENBERG présente certains aspects phylogénétiques des relations entre figues, Agaoïdes et leurs parasites, en considérant en particulier la structure de l'ovipositeur de certains parasites hautement spécifiques des sycophiles symbiotiques.

En conclusion de cette présentation de la thèse de F. KJELLBERG sur le Figuière et son pollinisateur, le Blastophage, et de ce commentaire sur le symposium tenu à cette occasion, il est satisfaisant de noter la part importante et originale de la recherche française dans le développement moderne de cette étude de biologie évolutive.

P. PESSON

(1) Le compte-rendu peut être demandé à F. KJELLBERG, C.E.P.E. Louis Emberger, C.N.R.S. - B.P. 5051, 34033 Montpellier, cedex.



*Le Directeur de la Publication : G. RICOU*

---

*Tous droits de traduction, d'adaptation et de reproduction par tous procédés réservés pour tous pays*

La loi du 11 mars 1957 n'autorisant, aux termes des alinéas 2 et 3 de l'article 41, d'une part, que les copies ou reproductions strictement réservées à l'usage privé du copiste et non destinées à une utilisation collective et, d'autre part, que les analyses et les courtes citations dans un but d'exemple et d'illustration, « toute représentation ou reproduction intégrale ou partielle, faite sans le consentement de l'auteur ou des ayants-droits ou ayants-cause, est illicite » (alinéa 1er de l'article 40).

Cette représentation ou reproduction, par quelque procédé que ce soit, constituerait donc une contrefaçon sanctionnée par les articles 425 et suivants du Code pénal.

---

Photocomposition-Maquettisme, Ch. LHÉRITIER - COMPO-SCIENCE, 34270 Les Matelles  
Impression TECHNIOFFSET — Imprimé en France.  
Numéro d'inscription à la Commission Paritaire : 50062



## INSTRUCTIONS AUX AUTEURS

Seuls les membres de la Société à jour de leur cotisation peuvent publier dans le Bulletin. Dans tous les cas les articles proposés seront soumis à un Comité de Lecture composé par le Conseil de la Société d'Écologie. Sauf dérogation spéciale les articles ne devront pas dépasser 20 pages imprimées. Les clichés photographiques sont à la charge des auteurs.

Les manuscrits, dactylographiés en double interligne au recto seulement de feuilles numérotées, seront présentés sous leur forme définitive, et rigoureusement soignés dans le fond comme dans la forme. Ils seront fournis en 3 exemplaires (texte et figures). Les noms propres devront être en capitales ou souligné d'un double trait. Le titre du manuscrit devra être suivi du prénom et du nom du ou de chacun des auteurs, de leur adresse, ainsi que de l'adresse du laboratoire dans lequel le travail a été effectué. Les auteurs éviteront, sauf nécessité impérieuse, les abréviations autres qu'usuelles ; les notes infrapaginales, exceptionnelles et courtes, seront numérotées de 1 à n du début de l'article à la fin. Les références bibliographiques seront groupées à la fin du texte dans l'ordre alphabétique des noms d'auteurs ; elles devront être conformes au modèle suivant :

DE BACH (P.) et SUNDBY (R.A.), 1963. — Competitive displacement between ecological homologues. *Hilgardia*, 34, p. 105-166.

Le titre des périodiques sera abrégé d'après les règles internationales de nomenclature (*World list of scientific publications*, 4<sup>e</sup> édition). Tout article de plus de 4 pages imprimées sera précédé d'un résumé en anglais ou en allemand. Ce résumé sera conforme au Code du bon usage en matière de publications scientifiques (UNESCO/NS/177).

Les dessins, exécutés à l'encre de Chine sur papier calque, bristol ou carte à gratter, ainsi que les photos, devront être groupés de façon à éviter le plus possible des frais de mise en page. La réduction souhaitée sera indiquée sur chaque figure. On évitera de fournir des données chiffrées à la fois sous forme de tableaux et de graphiques. Les manuscrits qui ne seront pas présentés suivant ces normes seront renvoyés à leurs auteurs.

Un jeu d'épreuves accompagnées des illustrations est envoyé aux auteurs qui devront retourner l'ensemble après correction et indication de l'emplacement souhaité pour les figures, au plus tard dans un délai de dix jours.

Les membres de la Société peuvent publier dans le Bulletin des travaux originaux, et des mises au point sur des sujets se rapportant aux divers domaines de l'Écologie Générale et Appliquée. Les manuscrits doivent être envoyés au Secrétaire Général.

### SOCIÉTÉ D'ÉCOLOGIE

C/O Secrétariat Faune-Flore

57, rue Cuvier  
75231 PARIS CEDEX

Tél. 336.54.22

C.C.P. 30 279 62 D LA SOURCE

**N.B.** Le Conseil de la Société d'Écologie a décidé de maintenir les adhésions et abonnements au même tarif que pour 1983. Cet effort financier ne pourra être poursuivi que si le nombre de nos abonnés augmente.

### TARIF DU BULLETIN D'ÉCOLOGIE POUR 1984

|                |                                                                |       | Librairies<br>10 % de remise |
|----------------|----------------------------------------------------------------|-------|------------------------------|
| FRANCE         | Abonnement par un particulier (cotisation incluse) .....       | 230 F |                              |
|                | Abonnement par une collectivité (organisme public ou privé) .. | 380 F | 340 F                        |
| Pays de la CEE | Abonnement par un particulier .....                            | 300 F |                              |
|                | Abonnement par une collectivité .....                          | 400 F | 360 F                        |
|                | Cotisation simple de membre .....                              | 50 F  |                              |

**IMPORTANT :** Toutes les cotisations doivent être payées directement et de façon impersonnelle à la **SOCIÉTÉ D'ÉCOLOGIE**.

26 NOV. 1984